

INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY

MAY 25 '56 26

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, A. RAINIER, T. C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

Volume III - Février 1956 - Numéro I

MASSON & Cie ÉDITEURS - PARIS

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, Universitets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.

K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.

P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.

C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.

A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.

T. C. SCHNEIRLA, American Museum National History New-York (U. S. A.).

T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1956

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**
 { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**
 { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
 b) Virement par banque sur compte étranger.
 c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

II^e CONGRÈS DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX.

Discours d'ouverture du Congrès, par P. GRASSÉ	3
Discours d'ouverture du Congrès, par KARL GOSSWALD	8

Communications

Étude de l'un des caractères physiques essentiels des signaux acoustiques réactogènes artificiels sur les orthoptères et d'autres groupes d'insectes, par René-Guy BUSNEL	11
Croissance et indices de grégarisation chez <i>Locusta migratoria</i> L., par P. Joly..	17
Quelques aspects de l'étude électrophysiologique des récepteurs sensoriels des antennes d'Hyménoptères, par J. BOISTEL, J. LECOMTE, E. CORABOEUF....	25
Die Regulation des Wasserhaushaltes der Honigbiene, von Dr O. ALTMANN....	33
Weitere Beobachtungen über die Nahrung von Vespiden-Larven, von. J. O. HUSING.....	41
A preliminary survey of colony division and related processes in two species of terrestrial army ants, by T. C. SCHNEIRLA.....	49
Inefficiency in brood-rearing in the ant <i>Myrmica Rubra</i> L., by M. V. BRIAN..	71
Der Massenwechsel einiger Honigtau liefernden Baumläuse im Jahre 1954, von Hans MÜLLER	75
La nidification chez les espèces françaises du genre <i>Cremastogaster</i> Lund (<i>Hymenoptera</i> — <i>Formicoidea</i>), par J. SOULIÉ	93
The medical and veterinary importance of the formicidae, by Fergus J. O'ROURKE	107
Die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termiten <i>Kaloterms flavicollis</i> Fabr., von Martin LÜSCHER.....	119
Einige Bemerkungen über die Ersatzgeschlechtstiere von <i>Reticulitermes</i> , H. SCHMIDT.....	129
Die Neotenie bei <i>Reticulitermes</i> , von Harro BUCHLI.....	131
Les sexués de remplacement chez les Termites supérieurs (<i>Termitidae</i>), par Ch. NOIROT	145
L'action des températures différentielles sur la monogynie fonctionnelle chez les polistes (<i>Hyménoptères vespides</i>), par M. Jacques GERVET.....	159
Arbeiterinnenfertilität und Aufzucht von Geschlechtstieren als Regulationsleistung des Ameisenstaates, von Karlheinz BIER	177
Stoffwechselstimulierende Hormone als Ursache des Verhaltens der Honigbiene bei der Aufzucht von Geschlechtstieren, von Fritz LUKOSCHUS.....	185
Nouvelles recherches sur l'interattraction chez <i>Apis mellifica</i> L., par Jacques LECOMTE	195
Sur l'ectohormone des reines d'abeilles, par Janine PAIN.....	199
Über die Ernährung der Arbeiterin von <i>Apis mellifica</i> L., insbesondere in der Altersperiode, von Werner v. RHEIN	203

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Comité de Rédaction :

P.-H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, A. RAIGNIER, T.-C. SCHNEIRLA, T. UCHIDA

TOME III

N° I

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

1956

II° CONGRÈS
DE
L'UNION INTERNATIONALE
POUR
L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

WURZBOURG : 4 AVRIL 1955

DISCOURS D'OUVERTURE DU CONGRÈS

par

M. le Professeur P. GRASSÉ,

Président de l'Union.

MEINE DAMEN UND HERREN,

Durch die Aufforderung, bei der Eröffnungssitzung dieses Kongresses den Vorsitz zu führen, hat mir die deutsche Sektion der Internationalen Union zum Studium der sozialen Insekten eine grosse Ehre erwiesen. Ich sehe darin ohne Zweifel ein Zeichen der Hochachtung, die ich voll und ganz zu würdigen weiss, aber ich sehe darin auch und zwar in erster Linie ein Symbol der deutsch-französischen Verständigung.

Jedesmal wenn Deutsche und Franzosen willens sind, sich ohne den Geist der Voreingenommenheit und ohne blinden Nationalismus zu unterhalten, gelangen sie immer zu einer Einigung. Auf einer Erde, die die zunehmende Geschwindigkeit des Flugzeuges immer kleiner werden lässt, erscheinen unsere Meinungsverschiedenheiten besonders kleinlich und albern. Auf Grund ihrer geographischen Lage auf dieser gefährlichen Halbinsel, die Europa ist, auf Grund ihrer eng benachbarten Geisteskulturen, auf Grund ihrer industriellen und landwirtschaftlichen Erzeugnisse, die sich ergänzen, haben unsere beiden Länder unendlich viel mehr Grund, sich zu verständigen als sich zu bekämpfen. Von der Warte der Weltgeschichte aus gesehen, erscheint die deutsch-französische Feindschaft absurd und nur imstande, Katastrophen her vorzurufen. Wir haben genug Blut und Tränen vergossen und genug Reichtümer geopfert, um voll und ganz davon überzeugt zu sein.

Der heutige Kongress ist eine Kundgebung, die sich auf allen Gebieten wiederholen sollte. Ich habe die Gewissheit, dass sehr viel Gutes daraus hervorgehe.

Dieser Kongress steht übrigens unter den besten Vorzeichen. Sein Programm hat mich angenehm überrascht durch seine Reichhaltigkeit, seine Vielfalt und die wissenschaftliche Bedeutung der angekündigten Vorträge. Man muss zugeben, verehrter Herr Professor GÖSSWALD, dass Sie Recht hatten, als Sie in Amsterdam, zusammen mit einigen anderen Entomologen, wie die Herren Professoren CHRISTENSEN, JUCCI, RICHARDS, die hier zu begrüßen ich mich sehr freue, beschlossen, eine Union zu gründen, in der sich alle Entomologen der Welt vereinigten, die sich für das Studium der sozialen Insekten interessieren. Der Erfolg des gegenwärtigen Kongresses liefert den entscheidenden Beweis dafür. Ich käme meiner Pflicht nicht voll und ganz

nach, wenn ich nicht öffentlich und im Namen aller Mitglieder unserer Union unseren aufrichtigsten und herzlichsten Dank aussprache an Herrn Professor GÖSSWALD, der von Anfang an hervorragenden Anteil genommen hat an der Schaffung und Entwicklung unseres Unternehmens.

Ihnen allen, meine Damen und Herren, spreche ich meinen Dank aus, dass sie dem Ruf des Herrn Professor GÖSSWALD gefolgt sind. Aber gestatten sie mir noch, in Ihrem Namen und im Namen aller französischen Biologen Herrn Professor VON FRISCH, dem Ehrenmitglied unserer Union, unsere Gefühle der Zuneigung und Bewunderung auszusprechen. Sein Genie, und ich bin mir der Bedeutung dieses Wortes voll bewusst, hat sehr viel dazu beigetragen, das soziale Gefüge des Bienenstaates aufzuhellen, und er selbst und seine Schüler versetzen uns weiterhin in Bewunderung durch die Vielzahl ihrer überraschenden Entdeckungen.

Ich bitte sie, meine Damen und Herren, zu entschuldigen, dass ich von nun an in meiner Muttersprache weiterfahre, denn meine Kenntnisse der deutschen Sprache sind zu gering, um mit der nötigen Klarheit die Gedanken auszudrücken, welche das dreissigjährige Studium des Lebens der Termiten in mir erweckt haben.

*
* *
*

Il est hors de doute que la sociabilité n'est pas un phénomène biologique comme les autres. Il ne se manifeste pas dans tous les groupes zoologiques et n'a d'ampleur que dans un petit nombre de ceux-ci. Il est tout à fait impossible de tracer une phylogénèse de la sociabilité à travers le Règne animal.

Le fait social est un épiphénomène contingent qui est le privilège de certains ordres zoologiques. Il arrive même qu'à l'intérieur d'une famille tous les genres ne soient pas sociaux, et nous connaissons le cas extrême du genre *Halictus* au sein duquel voisinent des espèces solitaires et des espèces sociales.

Le groupement social crée un état biologique doué de propriétés imprévisibles et nouvelles dont les communautés d'*Insectes* fournissent les plus beaux exemples. Grâce à l'attraction mutuelle et aussi dans quelques cas à l'appétition sociale, manifestation innée ou pulsion interne, la société s'établit et persiste. Une fois constituée, les effets de groupe, tels que je les conçois, interviennent : la collectivité agit sur l'individu en tant que stimulus spécifique et provoque en lui des modifications physiologiques et morphologiques variées, souvent d'une grande amplitude.

Le mécanisme qui paraît être le plus fréquent est l'excitation des centres nerveux par des stimuli particuliers : visuels, tactiles, olfactifs, voire auditifs, qui déclenchent des influx centrifuges agissant sur les glandes endocrines, lesquelles, par l'intermédiaire de leurs hormones, conditionnent les réactions terminales. La grégairisation des *Acridoidea* solitaires relève, semble-t-il, de ce mécanisme si on s'en rapporte aux travaux de CHAUVIN et de JOLY. Mais il est possible que chez les *Insectes* à sociétés fortement organisées, termitières et ruches par exemple, l'effet de groupe tienne à la transmission et à l'absorption de certaines substances ou ectohormones que sécrètent soit les

sexués fonctionnels, soit une caste tout entière et dont les effets sont surtout inhibiteurs. De récents travaux, dus principalement à M^{lle} PAIX, laissent à penser que chez les Abeilles une telle ectohormone a une réalité. Moins heureux avec les Termites, il reste aux biologistes à démontrer qu'une telle hormone existe. Les travaux du regretté LIGHT et de ses élèves, et aussi ceux entrepris par nous et auxquels nous n'avons guère donné de publicité, car ils aboutissent à des résultats négatifs, se sont soldés par des échecs. Nous ferons remarquer que, même si l'existence de ces ectohormones était démontrée chez les Termites, tous les problèmes du polymorphisme n'en seraient pas résolus pour autant.

En vérité, et c'est à cela que je voulais en venir, le groupe social fortement organisé devient un tout par la voie d'une intégration dont il est aisé de démontrer la réalité et l'efficacité. Je ne pense pas qu'il soit utile d'aller plus loin et de considérer la société comme un superorganisme où se retrouvent les dispositions fondamentales et la division de fonctions qui caractérisent les êtres organisés en tant qu'individus. La transposition à l'échelle sociale de la structure et de la physiologie individuelles me paraît à la fois injustifiée et dangereusement analogique.

Qu'il nous suffise pour l'instant de constater que la société organisée est en fait un tout intégré. Les expériences réalisées par nous, nos élèves et quelques autres biologistes ont donné la démonstration que toute modification apportée à la composition d'une société de Termites retentit sur le devenir des individus la composant, aboutissant même à la différenciation de certains d'entre eux, et enrichit du même coup les potentialités évolutives et adaptatives du groupe. Il y a plus : la sensibilité du groupe est si grande qu'il suffit d'un trouble émotif passager pour le déséquilibrer et changer aussi les destinées des individus qui le composent. Le fait a été mis en lumière par les récentes et belles recherches de BUCHLI sur les Reticulitermes.

Les sociétés d'Insectes, avec les fortes liaisons interindividuelles qu'elles comportent, de nature alimentaire (trophallaxie) ou plus souvent peut-être sensori-motrices, semblent à première vue bien différentes des sociétés de Vertébrés et des sociétés humaines.

Ma déclaration préliminaire niant la réalité d'une phylogénie généralisée de la sociabilité conduit naturellement à proclamer le caractère artificiel de tout parallèle dressé entre les Sociétés d'Insectes et celles des Vertébrés : mais en vérité on constate que par le jeu des convergences existent, dans les sociétés des uns et des autres, des particularités analogues.

Cette convergence résulte, au moins en partie, du fait que les effets de groupe se manifestent dans toutes les sociétés, qu'elles se composent d'Insectes ou de Vertébrés. L'étude attentive des structures sociales et des comportements individuels fait d'ailleurs apparaître que chez les Vertébrés les liaisons sont plus étroites entre les membres d'un même groupe qu'on ne le supposait. L'Homme lui-même n'échappe point à cette règle ; le modelage de son cerveau qui est responsable du comportement de l'adulte résulte des stimulations sociales éprouvées par l'enfant peu après sa naissance jusqu'à l'âge de huit ans. Ce n'est pas le lieu de développer ces idées. Je désire seulement mettre en valeur le fait que l'étude des sociétés d'Insectes a permis plus que toute autre de

comprendre le phénomène social et nous a donné le moyen, fort inattendu, de mieux pénétrer la nature de l'Homme et de ses relations sociales, considérées du point de vue de la biologie.

Riche en conséquences philosophiques et pratiques, telle apparaît l'étude des Insectes sociaux. Elle comble les vœux du chercheur amoureux de l'étrange et de l'inattendu, mais aussi et surtout de celui qui essaie de découvrir l'essence des réalités biologiques les plus complexes, fleurs ultimes de l'arbre de vie.

Et maintenant, Mesdames et Messieurs, je déclare ouvert le deuxième Congrès de l'Union Internationale pour l'Étude des Insectes Sociaux.

BEGRÜßUNGSANSPRACHE ANLÄßLICH DER ERÖFFNUNG
DES II. INTERNATIONALEN KONGRESSES (3.-6. APRIL 1955)
IN WÜRZBURG

von

Karl GÖSSWALD

SEHR VEREHRTE GÄSTE UND MITGLIEDER!
MEINE DAMEN UND HERREN!

Unser Herr Präsident GRASSÉ hat den II. Internationalen Kongreß der Union zum Studium der sozialen Insekten mit eindrucksvollen Worten eröffnet. Wir alle haben uns ganz besonders über die schönen zu Herzen gehenden Hinweise auf die harmonische französisch-deutsche Zusammenarbeit gefreut. Gestatten Sie bitte, daß ich nun im Namen der deutschen Sektion Ihnen für Ihre zahlreiche Beteiligung meinen tiefgefühlten Dank zum Ausdruck bringe und daß ich Sie zugleich in meiner Heimatstadt Würzburg herzlich willkommen heiße. In diesen Willkomm schließe ich ein die Kollegen der Arbeitsgemeinschaft der deutschen Institute für Bienenforschung, die zu unserer Freude mit einigen bedeutsamen Vorträgen an unserem Kongreß teilnehmen.

Meine lieben Unionsfreunde, Sie haben sich mit Ihrer meist sehr weiten Reise viele Mühen auferlegt. Möge Ihnen dafür neben einem ersprießlichen wissenschaftlichen Erfahrungsaustausch ein recht angenehmer Aufenthalt im sonnigen Frankenland, im besonderen in unserer alten wieder erstandenen Kunst- und Universitätsstadt Würzburg beschieden sein. In diesem Sinne haben die Ausgestaltung unseres Kongresses in sehr dankenswerter Weise gefördert das Bundesministerium des Innern, das Bayerische Staatsministerium für Unterricht und Kultus und die Stadt Würzburg mit Herrn Oberbürgermeister Dr. STADELMAYER an der Spitze. Auch dem Herrn Direktor des Mainfränkischen Museums, Herrn Dr. von FREEDEN, sowie dem Herrn Verkehrsdirektor Dr. SCHWÄGERMANN schulden wir herzlichen Dank für alle ihre Mühewaltung. In gleicher Weise danke ich Herrn Oberbaurat SEDLACECK und seinem besonders durch die Hallburgkonzerte berühmt gewordenen Quintett für die festliche musikalische Umrahmung unserer Eröffnungssitzung!

Namhafte Vertreter hoher Behörden und angesehener kultureller Vereinigungen bekunden durch ihre geschätzte Anwesenheit ihr Interesse für unseren Kongreß.

Ich habe die Ehre, in unserer Mitte begrüßen zu dürfen als Vertreter der Regierung von Unterfranken Herrn Regierungsdirektor HÄUSNER, als

Vertreter der Stadt Würzburg Herrn Bürgermeister NICKLES, als Vertreter unserer Julius-Maximilians-Universität Herrn Prorektor HOYER und den Direktor des Verwaltungsausschusses, unser Mitglied AUTRUM, den Dekan der Medizinischen Fakultät Spektabilis NEUMANN, den Dekan der Naturwissenschaftlichen Fakultät Spektabilis SCHMID, Kollegen und Freunde unserer Universität und nicht zuletzt die beiden Hausherren des schönen Botanisch-Geographischen Hörsaales, in dem wir zu Gast sein dürfen, Herrn Kollegen BURGEFF und Herrn Kollegen BUDEL.

Ich begrüße herzlich den Herrn Abgeordneten des Deutschen Bundestages Herrn Reg. Präsident a. D. Dr. KIHN, welcher wiederholt seine große Aufgeschlossenheit für unsere Forschungsarbeiten unter Beweis gestellt hat und ebenso herzlich den Herrn Vorsitzenden des Universitätsbundes, Herrn Kommerzienrat und Ehrensator unserer Universität Dr. NOELL.

Darf ich Sie alle, auch sämtliche nicht namentlich erwähnten Gäste und Freunde unserer Union noch einmal insgesamt bei uns willkommen heißen! Glückwünsche sind eingetroffen von Herrn Bundespräsidenten Professor Dr. HEUSS. Der Herr Bundespräsident sendet allen Teilnehmern des Kongresses seine guten Grüße und besten Wünsche für einen erfolgreichen Verlauf. Der Herr Staatsminister für Unterricht und Kultus, Herr Professor Dr. RUCKER hat ein Glückwunschtelegramm folgenden Inhaltes geschickt: „Den zweiten Kongress der Internationalen Union zum Studium der sozialen Insekten heiße ich in Würzburg herzlich willkommen und wünsche der Tagung einen vollen Erfolg. Mögen Ihre Arbeiten sich zum Segen der Wissenschaft und zum Nutzen der Kenntnis unserer Fauna auswirken. Auf diese Weise wird der Kongress ein Beitrag zum völkerverbindenden Geist der Naturwissenschaften sein.“

Weitere Glückwünsche sind eingetroffen von dem Bundesministerium des Innern, von der Kulturabteilung des Außenpolitischen Amtes, von unserem Hochschulreferenten im Kultusministerium Herrn Ministerialrat Prof. Dr. von ELMENAU und zahlreichen anderen Freunden und Kollegen. Unser Ehrenmitglied Pater Dr. SCHMITZ läßt den Kongreß herzlich grüßen; Kollege SCHMITZ bedauert sehr, infolge einer Erkrankung den angekündigten Vortrag nicht halten zu können.

Meine Damen und Herren!

Wie Sie aus der großen Zahl hochangesehener Vertreter der Behörden und kulturellen Gesellschaften sowie aus den Glückwünschen entnehmen wollen, hat unser Kongreß erfreulichen Widerhall gefunden. Wir nehmen diese hohe Auszeichnung, die Sie, verehrte Gäste, uns durch Ihre geschätzte Anwesenheit erweisen, mit Genugtuung und Dank entgegen. Ich darf die hohe Versammlung bitten und ihr Einverständnis voraussetzen, daß wir dem Herrn Bundespräsidenten Heuss, Herrn Staatsminister Rucker und dem Bundesministerium des Innern für die Wünsche und Förderung, die sie dem Kongreß zukommen ließen, herzlichen Dank und Grüße telegraphisch übermitteln.

Meine Damen und Herren!

Als ich 1951 in Amsterdam das Wagnis unternahm, die Gründung einer

Internationalen Union zum Studium der sozialen Insekten anzuregen, konnte ich nicht ahnen, daß die Union, vor allem gefördert von unseren französischen Freunden mit Kollegen GRASSÉ an der Spitze, eine derart erfreuliche Entwicklung nehmen würde. Die Bezeichnung Union bringt zum Ausdruck, daß wir nicht trennen, sondern vereinigen wollen, vereinen zu regem Gedankenaustausch die Kollegen, welche in der Erforschung der sozialen Insekten ihre besondere Aufgabe sehen, vereinen in unserer Unionszeitschrift die vielen bisher weit zerstreuten und daher schwer zu übersehenden Forschungsergebnisse, um sie übersichtlicher einfügen zu können in das große Gebäude unserer Wissenschaft.

Noch etwas Tieferes aber bewegte mich damals. Wir kennen doch das harmonische Zusammenleben der Insekten in ihren Staaten. Wir wissen zwar, daß dieses Zusammenleben auf ganz anderen von der Natur vorgezeichneten Bahnen fußt als beim Menschen. Aber sollte dem mit höchster Vernunft ausgestatteten Menschen bei aller Anstrengung seines guten Willens niemals gelingen können, was die Natur den Tieren schenkt? So glaubte ich, die Träger unseres Wissenszweiges seien ganz besonders dazu berufen, mit aller Kraft des Verlangens nach einem friedlichen Zusammenleben unserer Völker auch einen Beitrag zu leisten zu diesem ganz großen Menschheitsideal. Es gibt auch unter den Insekten neben Idealstaaten solche von Dieben, Schmarotzern und Mördern, um einige leicht verständliche menschliche Ausdrücke zu gebrauchen. Wir kennen aber auch das Ende dieser Entwicklungsrichtung, sie führt nach der Spezialisierung für solche Abwege zum Aussterben der betreffenden Arten.

Meine Damen und Herren!

Die Naturwissenschaft hat der Menschheit bedeutsame Fortschritte und Steigerung des Lebensstandards geschenkt, aber ungewollt bei Mißbrauch ihrer Ergebnisse den Grund gelegt zu namenlosem Unheil. Es scheint manchmal, wie wenn Geist und Technik den Zügeln des Menschen entglitten wären! Wir sind aufgerufen, dafür Sorge zu tragen, daß dieser Makel, der unserer Forschung anhaftet, getilgt wird, daß unsere Ergebnisse, die wir nur auf dem Altar der Wahrheit niederlegen wollen, sich in Zukunft auch nur noch zum Segen für die Menschheit auswirken mögen. Sorgen wir also dafür, daß die Menschheit glücklich und unbeschwert die Früchte der Forschung genießen kann, ohne von Angst vor den Auswüchsen bedrückt zu werden!

Wir Biologen streben vor allem nach der Erkenntnis vom Wesen des Lebens. Bereits das Wenige, was wir bisher erkannt haben, erfüllt uns mit hoher Achtung vor dem Leben, ganz besonders vor dem Leben des Menschen, dem die Geschöpfe auf unserem Planeten untertan sind.

Meine Damen und Herren!

Sie werden denken, was haben solche Gedanken mit unserem Kongreß zu tun, bleiben wir doch bei unseren Ameisen, Bienen und Termiten! Aber nicht ohne tieferen Grund wird so viel der *Universitas litterarum* das Wort geredet. Nach allen Seiten divergieren einzelne Bahnen unserer Wissenschaft, das ist zunächst nötig, um in die Tiefe zu dringen. Aber wir dürfen dabei weder das Lebensgefüge noch den Lebensinhalt atomisieren. Alle

Ergebnisse müssen schließlich ihre Beziehung finden zum lebenden Organismus und zum Menschen als Mittelpunkt der Organismenwelt. So soll weiter hinzu kommen zu dem Streben nach der Universitas litterarum eine Synthese von Geist und Herz, wie sie ein in diesem Jahr besonders gefeiertes Vorbild, nämlich der große Arzt und Menschenfreund, Albert Schweitzer, verkörpert.

Wir Biologen bedeuten wenig in dem Getriebe der Welt, uns ist keine Macht gegeben, aber eines können wir tun, nämlich mit gutem Beispiel vorangehen. Und so möchte ich Ihnen in aller Bescheidenheit, gewissermaßen als Losungswort für die Verhandlungen unseres Kongresses zurufen, was ich bei der Gründung meines Instituts auf die erste Seite unseres Gästebuches geschrieben habe: „In Frieden und Freundschaft wollen wir die Wahrheit suchen!“

COMMUNICATIONS

ÉTUDE DE L'UN DES CARACTÈRES PHYSIQUES ESSENTIELS DES SIGNAUX ACOUSTIQUES RÉACTOGÈNES ARTIFICIELS SUR LES ORTHOPTÈRES ET D'AUTRES GROUPES D'INSECTES

par

René-Guy BUSNEL,

*Laboratoire de Physiologie acoustique, Jouy-en-Josas (France).
Institut National de la Recherche Agronomique.*

Certains signaux acoustiques artificiels déclenchent sur divers Orthoptères des réactions comportant soit une émission de réponse (phono-réponse), soit des déplacements (phonotaxie), soit ces deux réactions associées (BUSNEL et LOHER, BUSNEL et DUMORTIER : 1953-1954 ; WEIH : 1951 ; FABER : 1936).

Les signaux peuvent être très divers. Par exemple des coups de sifflet de Galton, de sifflets d'enfant ou de police, d'appeaux de chasse pour oiseaux, de bruits de bouche, des bruits de camera cinématographique ; ils peuvent être également produits par un générateur de fréquences pures et retransmis soit par ionophone, soit par haut-parleur ou même par une chambre de compression.

Selon les espèces (*Acrididae* ou *Tettigoniidae*), le stade, le sexe, l'état génital, on a des réactions spécifiques qui comprennent soit des phono-réponses seules (*Chorthippus jucundus* FISCH ♂, *Ephippiger bitterensis* CHOPARD ♂, *Ephippiger ephippiger* FIEBIG ♂, *Ephippiger cunii* BOLIVAR ♂, *Uromenus rugosicollis* SERV. ♂), soit des phono-réponses suivies de phonotaxie positive (*Chorthippus bicolor* CHARP. ♂, *Chorthippus biguttulus* L. ♂, *Ephippiger cunii* ♂), soit de phonotaxie positive seule (♀ d'*Ephippigères*).

Nous avons cherché à définir (BUSNEL, LOHER et DUMORTIER, 1954) quel était le caractère physique réactogène essentiel de ces signaux artificiels.

Si l'on émet un son de fréquence pure dont l'enveloppe des variations de l'intensité est très progressive, selon la forme du tracé I que l'on relève à l'oscillographe, les insectes ne réagissent pas.

Si, en partant de la bande magnétique sur laquelle on a enregistré le premier signal, on coupe celle-ci au milieu du signal d'un trait de ciseau, chaque moitié du signal (tracé II), diffusée d'ailleurs dans un sens ou dans l'autre, déclenche les réactions.

Celles-ci paraissent donc liées à la présence, que l'on retrouve dans les deux signaux, d'une variation brutale de l'intensité, celle-ci étant introduite par la coupure à la fin de la première moitié du signal qui est brusquement interrompu, et, dans le deuxième cas, par l'attaque brusque qui marque le début de la seconde moitié du signal. Ces modifications très rapides du niveau de l'intensité d'un signal portent, en acoustique, le nom de **transitoires**.

Nous avons confirmé que ces transitoires étaient bien le caractère réactogène, en émettant des signaux composés d'un ou plusieurs transitoires, produits soit avec des générateurs de fréquences pures, soit avec un générateur de signaux rectangulaires (tracé III) et obtenu les mêmes types de réaction des divers insectes.

Nous avons précisé ensuite que la fréquence acoustique (Hz) du signal n'avait qu'un rôle secondaire, la réaction se produisant à partir du moment où il y a un transitoire au minimum dans le signal, à toutes les fréquences,

entre 500 Hz et 20 000 Hz pour les *Acrididæ* et 50 Hz et 80 000 Hz pour les *Tettigoniidæ*.

Avec un générateur d'impulsions qui ne donne que des transitoires, on obtient les réactions des insectes en émettant sur un rythme minimum dans lequel l'espace de temps entre deux impulsions est au maximum de 20 millisecondes. La durée des signaux émis avec l'un ou l'autre des systèmes de générateurs doit être au minimum de 34 millisecondes. Si dans le cas d'un signal de fréquence pure on entretient le régime acoustique sur un niveau constant, les insectes ne réagissent que dans la mesure où le signal se termine par un transitoire et où la durée totale du signal n'excède pas quarante secondes (tracé IV).

Pour déclencher des réactions acoustiques sur ces insectes avec ces transitoires synthétiques, on doit leur donner une intensité beaucoup plus forte que le chant naturel; celui-ci est en moyenne de 40 dB pour les *Acrididæ* et on doit atteindre 65 dB; pour les *Tettigoniidæ*, la valeur de l'intensité de l'émission naturelle de 60 à 70 dB doit être portée à 90 dB.

Nous pouvons donc conclure que dans des limites de fréquence très larges, mais qui sont propres à chaque espèce, et à partir d'un seuil d'intensité qui est toujours très au-dessus de celui des émissions naturelles, ces groupes d'Orthoptères ont, à certains stades, une réactivité particulière

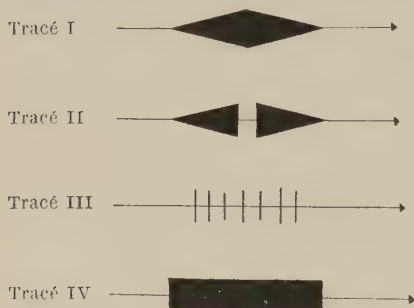


Fig. 1.

aux changements brusques de l'intensité du stimulus acoustique.

Il nous paraît important de faire ici la discrimination entre les émissions acoustiques naturelles propres à ces insectes, auxquelles on peut attribuer une valeur d'information intelligente intraspécifique, et les signaux acoustiques artificiels qui, s'ils déclenchent une ou des réactions pouvant être du même ordre que l'émission naturelle, paraissent faire appel à un processus réactionnel dont le contrôle échappe à l'individu.

La polyvalence des signaux artificiels pour ces différentes espèces permet l'hypothèse que l'on se trouve en présence d'une réaction générale d'un type pouvant être analogue à la réaction à un autre agent physique, comme par exemple la lumière (phototropisme).

Cette communauté des réactions d'*Acrididae* et de *Tettigoniidae* à un même type de signal de caractère bien défini nous a amené à reconsidérer l'ensemble des réactions à des sons artificiels dans le règne animal.

Nous ne relaterons dans le cadre de cette note que les observations connues des réactions de diverses espèces d'Insectes à des bruits artificiels dont l'analyse physique fait ressortir qu'ils comprennent tous des transitoires : c'est à ce titre qu'ils nous paraissent effectifs, dans les limites des valeurs de leurs autres caractères physiques propres aux seuils de sensibilité de chaque espèce.

ORTHOPTÈRES. — Bruit d'un piano mécanique et d'un gonfleur de pneumatique automobile (FEYTAUD et BOUHNOL, 1934) : Phonotaxie positive de *Gryllotalpa*. Ces bruits sont également réactogènes pour les Moustiques. — Bruits de croûtes de pain dur que l'on casse (FESSARD; *loc. cit.*, 1928) : Phonoréaction non orientée d'*Anacridium ægyptium* décapités (phonocinèse).

HÉMIPTÈRES. — Claquements de mains (LATASTE, 1893) : Phonotaxie positive des *Cicadidae* sud-américains.

DIPTÈRES. — Voix, piano, sifflet de locomotive, coups de revolver, attaques de violon par un archet, sifflet de Galton, bruits de moteur (nombreuses observations depuis MAYER, 1874, et CHILD, 1894, résumées dans ROTH, 1948).

ROTH décrit les réactions des ♂ à des signaux de fréquence pure, interrompus, donc présentant au moins deux transitoires, et à des signaux continus de fréquence pure. Cependant ce point serait à revoir, l'auteur ne donnant aucun oscillogramme de ses signaux. Son schéma de montage nous permet de penser qu'en réalité les sons qu'il émettait débutaient et finissaient néanmoins avec un transitoire important.

LÉPIDOPTÈRES. — Clic ultrasonore (TIMM et SCHALLER, 1949) : sifflet de Galton (BAIER, 1939 ; MINNICH, 1936) : crissement d'un bouchon de cristal dans le goulot d'une carafe (TURNER et SCHWARTZ, 1914) : Phonotaxies négatives, phonoréactions diverses, avec réflexe de mort apparente (phonocinèse).

Tous les signaux décrits dans ces observations ont ce point commun de comprendre au minimum un transitoire d'attaque de grande amplitude, caractère que nous avons démontré être essentiel pour provoquer diverses phonoréactions des Orthoptères. Dans les différentes espèces que nous avons citées, les réactions paraissent être de même type.

Ces réactions, du point de vue de la réception sensorielle, paraissent liées à la sensibilité différentielle définie par LOEB (1918) et s'accordent avec les données acquises par les électrophysiologistes (AUTRUM, 1936 ; PUMPHREY et RAWDON-SMITH, 1936).

Summary.

It can be shown that with Orthoptera (*Acrididæ* or *Tettigoniidæ*) phonoreactions can be evoked by synthetic acoustic signals of a pure frequency. For reactions to be evoked it is necessary for the signals to contain at least one "transient" ("transient" is a term of acoustics, used for rapid changes of the intensity of an acoustic signal) of great amplitude either at the beginning or at the end. The phonoreaction can be evoked by a very short signal—a few milliseconds in duration—and independently, of a frequency limit to suit each type (500-20 000 Hz for the *Acrididæ*, 50-80 000 Hz for the *Tettigoniidæ*). The intensity of the signal should be higher than that of a natural signal (10-20 dB). The phonoreactions described can be diverse: phonocinesis, phonotaxie.

The physical examination of the different acoustic signals, described in the literature as the provokers of reactions in other groups of insects, shows that these signals belong to the type described by the author, and all contain at least one "transient" of great amplitude. Such phonoreactions to synthetic signals, the control of escapereactions by the individual seem to be dependent upon the mechanism of differential sensibility, as defined by *Loeb* for light.

Zusammenfassung.

Man kann zeigen, daß bei den Orthopteren (*Acrididæ* oder *Tettigoniidæ*) durch künstliche akustische Signale reiner Frequenzen Schallreaktionen hervorgerufen werden. Damit die Signale Reaktionen hervorrufen, ist es notwendig, daß sie mindestens einen "transitoire de grande amplitude" (— sehr rascher und großer Wechsel der Intensität des Schallsignals) enthalten müssen, der entweder am Anfang oder am Ende liegen kann. Die Schallreaktion kann hervorgerufen werden durch ein sehr kurz dauerndes Signal — in der Größenordnung von einigen Millisekunden — und unabhängig davon in einem für jede Art charakteristischen Frequenzbereich (500-20 000 Hz für die *Acrididæ*, 50-80 000 Hz für die *Tettigoniidæ*). Die Intensität des Signals sollte höher als die der natürlichen sein (10-20 dB). Die beschriebenen Schallreaktionen können verschieden sein: Phonokinese, Phonotaxie.

Die physikalische Untersuchung der akustischen Signale, auf die in der Literatur als Reaktions-Auslöser für andere Insekten-Gruppen hingewiesen ist, zeigt, daß diese Signale dem vom Autor beschriebenen Typentsprechen und alle wenigstens einen „transitoire“ von großer Amplitude enthalten. Die Schallreaktionen auf künstliche Signale, deren Kontrolle dem Individuum entgeht, scheinen vom Mechanismus der differentiellen Sensibilität, wie er durch *Loeb* für das Licht definiert wurde, abhängig zu sein.

BIBLIOGRAPHIE

1936. AUTRUM (H.). — Ueber Lautäusserungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden (*Z. f. vergl. Physiol.*, **23**, 332-373).
1930. BAIER (L.). — Contribution to the physiology of the stridulation and hearing of Insects (*Thèse de l'Université de Fribourg*, Suisse).
1934. BOUHNIOU (J. J.). — Le vol des Courtilières. Que savons-nous de leur déterminisme ? (*Rev. Zool. Agr. et Appl.*, 1-25).
1953. BUSNEL (R. G.), LOHER (W.). — Recherches sur le comportement de divers *Acridoidæ* ♂ soumis à des stimuli acoustiques artificiels (*C. R. Acad. Sc.*, **237**, 1557).
- - 1954. Recherches sur le comportement de divers ♂ d'Acridiens à des signaux acoustiques artificiels (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **16**, 24).

1954. BUSNEL (R. G.), DUMORTIER (B.). — Étude des caractères du signal du sifflet de Galton provoquant la phonotaxie de la ♀ d'*Ephippiger bitterensis* (C. R. Soc. Biol., **148**-1751). — 1954. Observations sur le comportement acoustico-sexuel de la ♀ d'*Ephippiger bitterensis* (C. R. Soc. Biol., **148**-1589).
1954. BUSNEL (R. G.), LOHER (W.), PASQUINELLY (F.). — Recherches sur les signaux acoustiques synthétiques réactogènes pour divers *Acrididae* ♂ (C. R. Soc. Biol., **148**-1987).
1955. BUSNEL (R. G.), DUMORTIER (B.), PASQUINELLY (F.). — Phonotaxie de ♀ d'*Ephippigères* à des signaux acoustiques artificiels (C. R. Soc. Biol., **149**-11).
1894. CHILD (C. M.). — Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden (Z. wiss. Zool., **58**, 475-528).
1925. EGGERS (F.). — Versuche über das Gehör der Noctuiden (Z. vergl. Physiol., **2**, 297-314).
1936. FABER (A.). — Die Laut- und Bewegungsausserungen der Edipodinen (Z. wiss. Zool., **149**, 1-85).
1893. LATASTE (F.). — Un procédé pour capturer les Cigales (*Feuille des Jeunes Naturalistes*, 157-158).
1918. LOEB (J.). — Forced movements, tropisms, and animal conduct (Philadelphie et Londres).
1901. MAXIM (Sir H.). — Mosquitoes attracted by a dynamo-machine (*Nature*, **64**, 665).
1874. MAYER (A. M.). — Experiments on the supposed auditory apparatus of the Mosquito (*Amer. Nat.*, **8**, 577).
1925. MINNICH (D. E.). — The reaction of the larvæ of *V. antiopa* to sounds (*J. Exper. Zool.*, **42**, 443). — 1936. The response of caterpillars to sound (*Ibid.*, **72**, 439).
1936. PUMPHREY (R. J.), RAWDON SMITH (A. F.). — Hearing in Insect: the nature of the response to certain receptors of auditory stimuli (*Proc. Roy. Soc., B.*, **125**, 18-27).
1914. REGEN (D. J.). — Untersuchungen über die Stridulation und das Gehör von *Thamnotrizon apterus* Fab. (*A. B. Akad. Wiss. Wien*, **123**, 853-892). — 1926. Ueber die Beeinflussung der Stridulation von *Thamnotrizon apterus* Fab. ♂ durch künstlich erzeugte Töne und verschiedenartige Geräusche (*Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Math.-Nat. Kl.*, **135**, 329-368).
1876. ROMANES (G. J.). — Sense of hearing in birds and insect (*Nature*, **15**, 177). — 1877. Smell and hearing in moth (*Ibid.*, **17**, 82).
1901. ROSS (R.). — A note on mosquitoes responding to sound of the voice (*Nature*, **64**, 607). — 1901. Mosquitoes attracted by a continuous hum (*Ibid.*, **64**, 607).
1948. ROTH (P.). — Study of Mosquito behavior (*Amer. Midland Nat.*, **40** [2], 265-352).
1901. SACKER (O.). — Mosquitoes swarms responsive to sounds (*Ent. Month. Mag.*, **12** [2], 296-302).
1950. SCHALLER (F.). — Schmetterlinge hören Ultraschall (*Ent. Zeit.*, **60** [4], 31-32).
1949. TIMM (C.), SCHALLER (F.). — Ueber das Hörvermögen der Nachtschmetterlinge (*U. S. in der Medizin Kongressbericht Erlangen*, Hirzel Verlag, Zurich, 86-88).
1914. TURNER (C. H.), SCHWARZ (E.). — Auditory powers of the Catocala moths, an experimental field study (*Biol. Bull.*, **27**, 275-293).
1914. TURNER (C. H.). — An experimental study of the auditory powers of the giant silkworm moth (*Saturniidae*) (*Biol. Bull.*, **27**, 325-332).
1951. WEIH (A. S.). — Untersuchungen über das Wechselsingen (Anaphonie) und über das angeborene Lautschema einiger Feldheuschrecken (Z. f. Tierpsychol., **1** [8], 1-41).
1941. YAGI (N.), TAGUTI (R.). — Note on the reaction of *Culex pipiens pallens* Coquillett to the sound of 217 cycles (*Proc. Imp. Acad. Tokyo*, **17** [5], 160).

DISCUSSION

PROFESSEUR JUCCI. — D'après les travaux que vous venez d'exposer, on pourrait se demander comment il est possible que les échanges d'information restent néanmoins à l'échelle intraspécifique et non-interspécifique ?

BUSNEL. — Les communications interspécifiques existent. De nombreux cas ont déjà été signalés par JACOBS, FABER, et surtout WEIH, chez les *Acrididæ*. Pour notre part, nous en avons observé entre *Tettigonidæ* et *Acrididæ* et entre *Tettigoniidæ*, par exemple chez les Éphippigères. Dans ce dernier cas je dois, du reste, signaler qu'il s'agissait d'espèces réunies par nos soins dans un même biotope ou même au laboratoire (*E. bitterensis*, *E. ephippiger*, *E. cunii*, *E. provincialis*, *E. nigromaculata*).

Cependant, s'il y avait des phono-réponses d'espèce à espèce, il est vraisemblable qu'ensuite, à courte portée, c'est-à-dire, à faible distance, d'autres stimuli correcteurs entraient en jeu : vibrations du sol, couleur, forme, attitude, palper des antennes, etc. *

De même, chez les oiseaux, de nombreux cas sont connus où l'on peut attirer une espèce avec le cri d'une autre espèce, notamment chez les Palmipèdes.

Ces phono-réactions d'espèce à espèce tendent à prouver la valeur intrinsèque des transitoires déclencheurs des réactions lorsqu'ils se trouvent dans un signal naturel, quelle que soit son origine.

* Depuis le Congrès nous avons pu observer que les mâles d'*E. bitterensis* et d'*E. ephippiger* étaient susceptibles d'attirer à distance les ♀ de l'autre espèce, et de copuler, avec émission de spermatophore. [(BUSNEL (R. G.), BUSNEL (M. C.) et DUMORTIER (B.), recherches inédites).]

CROISSANCE ET INDICES DE GRÉGARISATION CHEZ *LOCUSTA MIGRATORIA* (L.)

par

P. JOLY,

Faculté des Sciences de Strasbourg (France).

En perturbant le développement de *Locusta migratoria* grégariformes (maintenues en élevage dense) par des implantations de *Corpora allata*, il nous a été possible d'obtenir des individus qui par certains caractères rappellent plus ou moins étroitement la phase solitaire. Pour apprécier la signification de ces développements anormaux, il était nécessaire de connaître exactement la croissance des organes sur la mesure desquels sont fondés les coefficients permettant de mesurer le degré de grégarisation.

Les organes en question sont, comme on le sait, le fémur III (longueur), l'élytre (longueur), le pronotum (longueur, hauteur et diamètre) et enfin la tête (diamètre maximum). Ces grandeurs ont été étudiées selon la méthode classique en biométrie : chaque grandeur est étudiée en fonction de la longueur totale du corps ou de quelque autre organe pris comme paramètre de référence (et dont la croissance est connue par rapport à celle du corps). Les graphiques sont tous construits en coordonnées logarithmiques; on sait que dans ces conditions une croissance normale se traduit par un tracé rectiligne, tandis que tout accident de la croissance (métamorphose, puberté, etc.) se traduit par une discontinuité du graphique.

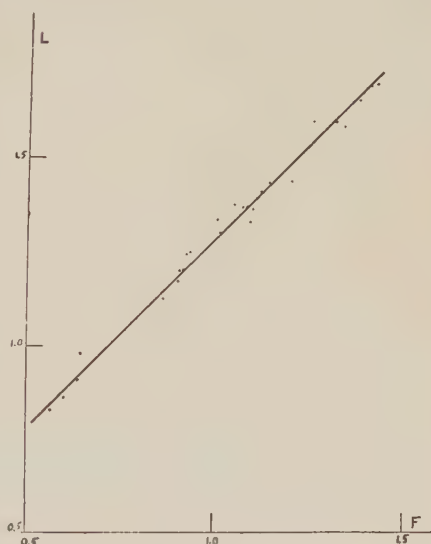


Fig. 1.

Croissance du fémur III. — La longueur du corps d'un *Acridien* ne peut pas se définir avec précision, les segments de l'abdomen pouvant se télescoper plus ou moins. J'ai donc choisi comme paramètre de référence un organe dont la mesure soit plus précise : le fémur III. Il était cepen-

dant nécessaire de connaître au moins approximativement la loi de croissance de ce paramètre rapportée à la longueur totale du corps.

Cette croissance est représentée par la figure 1 (abscisses $L = Lg$ longueur totale du corps, Ordonnées $F = Lg$, longueur du fémur III). La droite de régression calculée au moyen des mesures expérimentales est définie par les paramètres suivants :

$$\bar{F} = 1,012, \bar{L} = 1,295, b \text{ (coefficient d'allométrie)} = 1,02.$$

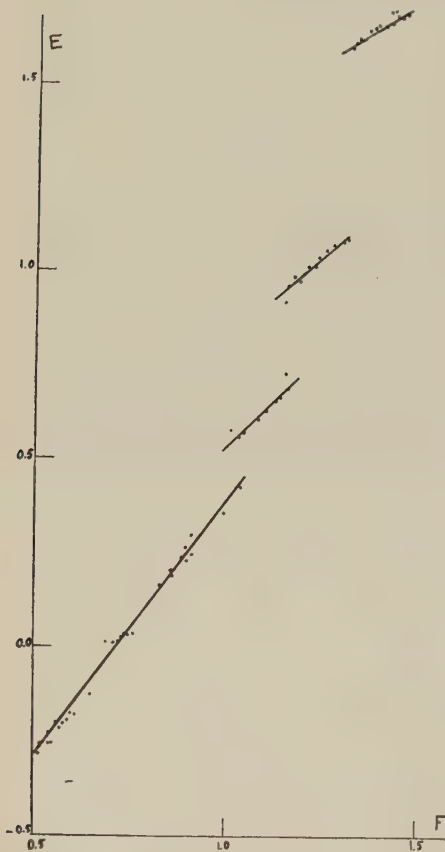


Fig. 2.

Le test de conformité des données expérimentales avec cette régression donne $Z = 0,04$ pour $n_1 = 24$ et $n_2 = 38$ degrés de liberté (ce qui correspond à $Z \leq 0,26$); la régression est donc bien linéaire, presque isométrique et sans aucune discontinuité. Le fémur III présente donc tous les caractères d'un bon paramètre de référence puisque susceptible d'une mesure facile, très précise et liée à la longueur totale du corps par une loi aussi simple que possible.

Croissance de l'élytre ou de l'aile. — Ces deux organes ont des croissances pratiquement identiques. Les résultats ci-dessous ont été obtenus sur l'aile, techniquement plus facile à mesurer; ils sont aussi valables pour l'élytre. La loi de croissance de cet organe est extrêmement compliquée. Comme le montre le graphique 2 (abscisses $F = Lg$ longueur du fémur III; ordonnées $A = Lg$, longueur de l'aile), cette croissance se compose de quatre périodes séparées par trois discontinuités. Ces quatre

périodes correspondent respectivement aux stades I à III, IV, V et VI ou imago. Les discontinuités se situent au niveau des troisième, quatrième et cinquième mues.

Les éléments définissant ces quatre droites de régression sont les suivants :

$\bar{F}_1 = 0,725$	$a_1 = \bar{A} = 0,006$	$b_1 = 1,356$
$\bar{F}_2 = 1,077$	$a_2 = \bar{A} = 0,614$	$b_2 = 0,905$
$\bar{F}_3 = 1,234$	$a_3 = \bar{A} = 1,016$	$b_3 = 0,860$
$\bar{F}_4 = 1,400$	$a_4 = \bar{A} = 1,645$	$b_4 = 0,570$

Du point de vue statistique, l'existence des discontinuités a été démontrée de la manière suivante. Prenons comme exemple la première (entre les droites 1 et 2).

1° On calcule la droite de régression correspondant à l'ensemble des données expérimentales relatives aux stades I à IV inclusivement. Cette droite a pour paramètres $\bar{F} = 0,813$, $\bar{A} = 0,154$, $b = 1,542$; puis on teste

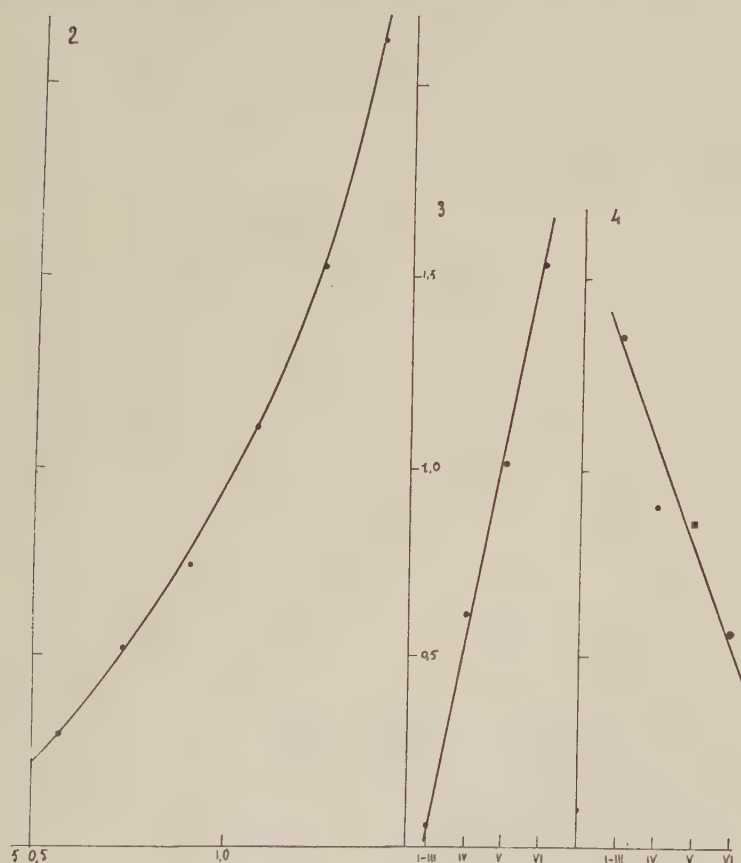


Fig. 3 et 4.

la conformité des données avec cette loi de régression, on trouve alors $Z = 1,30$ pour $n = 39$ et $n' = 156$. Dans ces conditions, la table de Fischer indique $Z \leq 0,20$, par conséquent la régression étudiée n'est pas linéaire.

2° On calcule alors deux droites de régression, l'une relative aux données correspondant aux stades I à III, l'autre au stade IV, et on vérifie que les données sont bien conformes à cette nouvelle loi; on trouve :

$$\begin{aligned} Z_1 &= -0,06 \text{ pour } n = 26 \quad n' = 121 \\ Z_2 &= 0,36 \quad n_2 = 10 \quad n'_2 = 35 \end{aligned}$$

(Dans ces conditions, les tables donnent $Z_1 < 0,24$ et $Z_2 \leq 0,39$.)

Par conséquent les données expérimentales sont bien conformes au schéma composé par les deux droites de régression, ce qui implique l'existence de la discontinuité. Les autres discontinuités ont été établies de la même manière.

Par conséquent les organes du vol présentent une métamorphose ne coïncidant pas comme on le prétend souvent avec la dernière mue, mais couvrant l'ensemble des trois dernières mues. D'autre part, on peut remarquer que les points moyens des quatre droites de régression se situent pratiquement sur une courbe régulière (la courbe tracée sur le graphique est une parabole d'équation $y = 1,061 x_2 - 0,1624 x - 0,4522$) et que les paramètres a et b définissant ces droites varient également selon une loi régulière quand on passe d'une droite à la suivante, comme le montre le graphique 3.

Ces derniers faits sembleraient montrer que pendant la métamorphose des organes du vol leur croissance interstade se ferait suivant une loi régulière différente de celle de la croissance intrastade qui s'opère suivant la loi d'allométrie. Toutefois l'interprétation de ces faits ne nous paraît pas encore claire et fera l'objet de recherches plus approfondies.

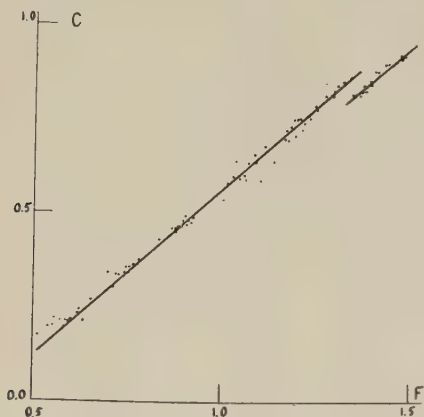


Fig. 5.

la croissance de la tête présente une discontinuité lors de la dernière mue, la tête de l'imago étant (ceci est un fait très général) relativement plus petite que celle du dernier stade larvaire.

Les droites de régression définissant cette croissance ont respectivement pour paramètre les valeurs suivantes :

$$\bar{F}_1 = 0,891 \quad a = \bar{C}_1 = 0,481 \quad b_1 = 0,89 \quad \bar{F}_2 = 1,401 \quad a_2 = \bar{C}_2 = 0,872 \quad b_2 = 0,89$$

Croissance du pronotum. — Trois paramètres sont à considérer.

P = Lg longueur de l'arête pronotale, H = Lg hauteur du pronotum et M = Lg de son diamètre.

L'étude de ces trois grandeurs a fourni les résultats suivants :

1° Dans les trois cas, la croissance comporte deux discontinuités respectivement situées au niveau de la troisième mue (qui correspond au retournement des ptérothèques) et de la cinquième (qui correspond à la formation des ailes fonctionnelles) ;

2° Les neuf droites de régression auxquelles on aboutit ainsi sont définies par les paramètres suivants :

$\bar{F}_1 = 0,710$	$\bar{P} = 0,314$	$b = 1,39$	$\bar{H} = 0,386$	$b = 1,04$	$\bar{M} = 0,288$	$b = 1,15$
$\bar{F}_2 = 1,141$	0,848	0,94	0,789	0,88	0,658	0,89
$\bar{F}_3 = 1,401$	0,965	0,99	0,948	0,94	0,822	0,89

Le prothorax présente donc une croissance comportant deux discontinuités qui se situent toutes les deux lors d'un changement de position des

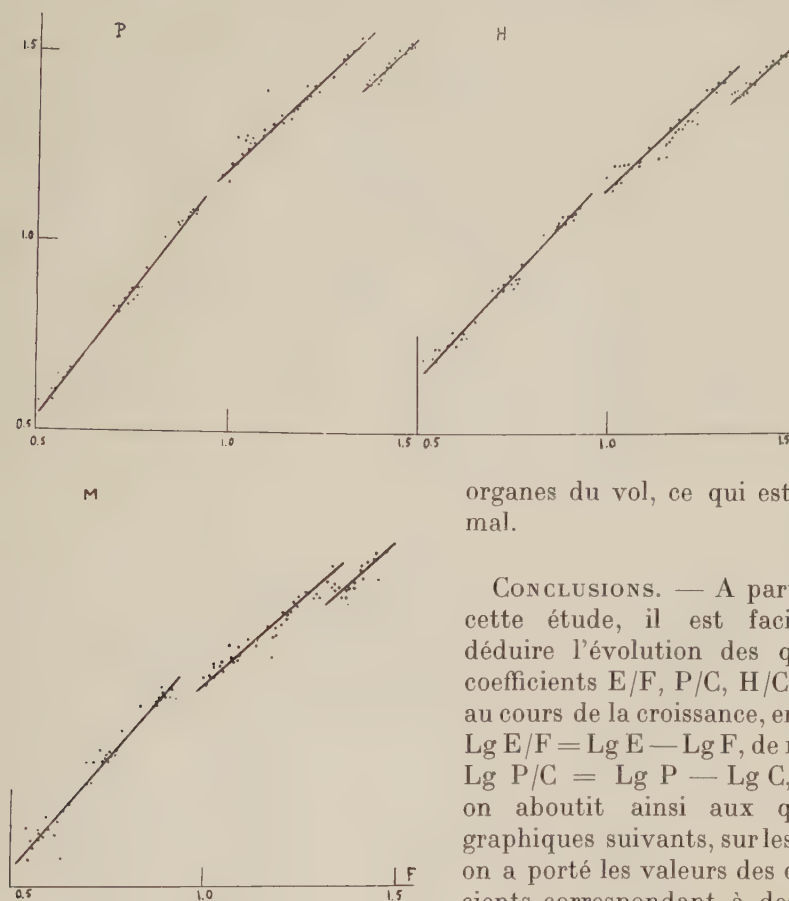


Fig. 6.

organes du vol, ce qui est normal.

CONCLUSIONS. — A partir de cette étude, il est facile de déduire l'évolution des quatre coefficients E/F , P/C , H/C , M/C au cours de la croissance, en effet $\text{Lg } E/F = \text{Lg } E - \text{Lg } F$, de même $\text{Lg } P/C = \text{Lg } P - \text{Lg } C$, etc.; on aboutit ainsi aux quatre graphiques suivants, sur lesquels on a porté les valeurs des coefficients correspondant à des animaux ayant reçu des implantations de *Corpora allata* et en

trait interrompu celle de ces mêmes coefficients chez des animaux solitaires:

1° E/F . La discontinuité considérable séparant le segment représentant le stade V de celui représentant l'imago fait que ce coefficient est extrêmement sensible à toute influence capable de perturber la métamorphose. La droite relative aux imagos solitaires se situant en dessous de celle relative aux grégaires, ces derniers se comportent comme ayant un stade imaginal plus caractérisé. Effectivement, parmi les individus grégaires à métamorphose entravée par une implantation de *Corpora allata*, il est facile d'en

trouver dont le coefficient E/F ait exactement la valeur qu'il a chez les solitaires.

2° P/C , H/C , M/C . La discontinuité existant entre le segment représentatif du stade V et celui de l'imago étant assez faible, ces coefficients sont beaucoup moins sensibles que le précédent aux perturbations de la métamorphose. Néanmoins, là encore les solitaires se présentent comme ayant

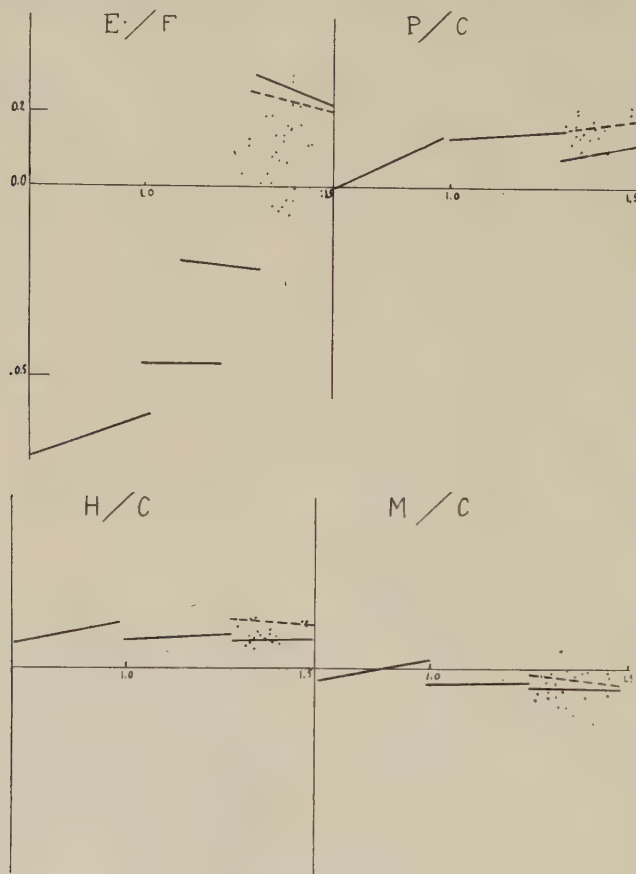


Fig. 7.

des indices plus larvaires que les grégaires, et il est possible de trouver parmi les animaux grégaires à métamorphose perturbée des individus chez qui les coefficients ont des valeurs identiques à celles des solitaires. La grande dispersion des points relatifs aux animaux ayant reçu une implantation de *Corpora allata* est due à ce que ces animaux ont de la peine à exuvier, notamment à se débarrasser des ptérothèques, il en résulte des déformations de la région thoracique qui altèrent les dimensions de cette région du corps.

3° Les individus solitarispectes se différencient enfin des grégaires

par la pigmentation du corps et la forme de la carène pronotale. La pigmentation solitarispecte verte est facilement induite chez des animaux grégaires par des implantations convenables de *Corpora allata*; par contre, il ne nous a jamais été possible de reproduire la forme convexe de la carène pronotale solitarispecte.

On voit donc que des perturbations de la métamorphose obtenues en agissant sur le système endocrine ont permis de copier la plupart des caractères « solitarispectes » sans toutefois permettre une reproduction rigoureuse de cette phase. On peut en conclure que chez les grégaires le système endocrine des *Corpora allata* est moins actif que chez les solitaires et que la plus grande partie des caractères morphologiques des grégari-spectes sont dus à cette moins grande activité. Il est très remarquable que les excitations dues chez les grégaires aux rapports sociaux aboutissent à une plus ou moins forte inhibition du système endocrine contrôlant le développement de l'individu. Chez les vertébrés, au contraire, les contacts sociaux semblent le plus souvent exciter le système endocrine (hypophyse ou thyroïde), mais il faut remarquer que l'hypophyse et la thyroïde ont une action positive, accélératrice de l'évolution de l'individu, tandis que chez l'insecte le *Corpus allatum* sécrète une substance d'inhibition des caractères imaginaires; les deux processus sont donc bien parallèles, si l'on tient compte de cette différence fondamentale des deux systèmes endocrines.

Summary.

By implantations of *Corpora allata* it was possible to disturb the development of the swarming type of *Locusta migratoria*, maintained in dense breeding groups, to such an extent that we were able to obtain individuals which in diverse features were very similar to the solitary types. In order to appreciate the exact significance of this "disturbed" type, closer examinations were made of the growth of those organs, from which at the present the classical measurements are taken for the study of swarm-formation.

These examinations were carried out in the usual ways. For further details, see the French version of the résumé and sketch. Conclusions:

1. The metamorphosis of *L. migratoria* does not take place at the same time as the last casting of the skin, and is not simultaneous for all organs. For the wings it takes place during the 3rd, 4th and 5th moultings, for the head during the 5th, and for the thorax during the 3rd and 5th moultings.

2. In its biometrical indices the solitary type resembles the larvae more than does the swarming type. By disturbing the metamorphosis of gregarious locusts, it is possible to obtain insects with the indices of the solitary type or even the hypersolitary type. From a practical point of view, this means that the indices used in the classical manner to appreciate the gregariousness of an "acridien" population are very sensitive to factors which disturb the metamorphosis.

3. The solitary types are characterised equally by their pigmentation and by the form of the pronotal carena. The pigmentation is also sensitive to the action of *C. allata*, but in a less simple manner than the metamorphosis. The carena does not seem to be influenced by this organ.

These facts lead us to the assumption that the gregarious phase introduces a hypo-activation of the *C. allata*, which is more or less responsible for the development of the morphological factors.

Zusammenfassung.

Durch Implantation von *Corpora allata* war es möglich, die Entwicklung von *Locusta migratoria* im Herdenzustand trotz großer Aufzuchtichte so zu stören, daß Individuen mit verschiedenen Merkmalen solitärer Formen entstanden. Um diese gestörten Typen besser klassifizieren zu können, wurden genaue Untersuchungen über das Wachstum derjenigen Organe durchgeführt, die für das Studium der Herdenbildung herangezogen werden.

Die Untersuchungen wurden mit den üblichen Methoden durchgeführt. Nähere Angaben siehe Résumé (französische Fassung) mit Skizze. Schlußfolgerungen:

1) Die Metamorphose von *L. migratoria* wird nicht erst mit der letzten Häutung für alle Organe gleichzeitig beendet. Bei den Flügeln geschieht dies bei der 3., 4. und 5. Häutung, für den Kopf bei der 5., für den Thorax beim 3. und 5. Häutungsschritt.

2) Die solitären Formen sind in ihren biometrischen Indices ein wenig larvenähnlicher als die herdenbildenden Tiere. Wenn man die Metamorphose herdenbildender Tiere stört, kann man Tiere mit den Indices solitärer oder sogar hypersolitärer Heuschrecken erzielen. Das bedeutet für die Praxis, daß die klassischen Indices, wie sie zur Beurteilung der Herdenbildungstendenz (grégiosité) einer Population von Acridiern herangezogen werden, äußerst stark durch metamorphosehemmende Faktoren beeinträchtigt werden können.

3) Die solitären Tiere sind gleichartig durch ihre Pigmentierung und die Form ihres Pronotalkiels charakterisiert. Auch die Pigmentierung ist empfindlich gegen *C. allata*, wenn auch die Beziehungen nicht so einfach erscheinen wie bei der Metamorphose. Der Kiel (carena) wird nicht durch dieses Organ beeinflusst.

Dies alles führt zu der Vermutung, daß die Herdenphase eine Hypofunktion der *C. allata* darstellt und daß diese mehr oder minder für die Ausgestaltung der morphologischen Merkmale verantwortlich sind.

DISCUSSION

M. CHAUVIN demande des précisions sur les possibilités de dissociation entre l'effet morphologique des implantations de *Corpora allata* et leur effet chromatique et sur l'origine de cette dissociation. M. JOLY répond que la question lui paraît fort importante, mais qu'elle est encore à l'étude.

M. JUCCI demande des précisions sur le comportement des Acridiens. M. JOLY répond qu'il est très difficile d'étudier en laboratoire le comportement d'un insecte d'aussi grande taille et ayant de telles capacités de déplacement, et que du reste les résultats d'une telle étude seraient d'une interprétation difficile, le comportement dans la nature étant souvent très différent.

QUELQUES ASPECTS DE L'ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE DES RÉCEPTEURS SENSORIELS DES ANTENNES D'HYMÉNOPTÈRES

par

J. BOISTEL, J. LECOMTE, E. CORABŒUF

Laboratoire de Physiologie des Fonctions, Faculté des Sciences, Paris (France).

Nous avons décrit précédemment une méthode simple d'amplification et d'enregistrement permettant de mettre en évidence l'activité électrique de l'antenne isolée d'Hyménoptère soumise à des stimuli divers (BOISTEL, 1953). Sur l'antenne de Guêpe aussi bien que sur l'antenne d'Abeille, nous avons obtenu des potentiels d'action tactiles apparaissant soit lorsqu'on déforme légèrement l'antenne, soit lorsqu'on la frôle légèrement à l'aide d'un cheveu. D'autre part, des substances odorantes variées, disposées à proximité de l'antenne, font apparaître une réponse électrique nette.

Dans le présent travail, nous reprenons l'étude de l'olfaction et nous nous proposons de déterminer les caractéristiques de la réponse olfactive suivant l'époque de l'année à laquelle est effectuée l'expérience, d'une part, et suivant l'atmosphère gazeuse environnant l'antenne, d'autre part.

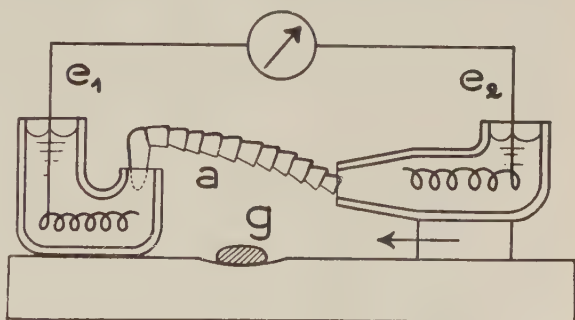


Fig. 1. — Schéma montrant la disposition de l'antenne sur les électrodes.

e_1 et e_2 : électrodes remplies de liquide physiologique. Deux fils d'argent chloruré relient celles-ci au système amplificateur.
 e_3 est mobile. En g est déposée une goutte de la substance odorante à étudier.

TECHNIQUE

Le dispositif utilisé est représenté par la figure 1. Il est décrit en détail dans notre précédent travail (BOISTEL, 1953). Il est ici placé dans une cuve étanche en plexiglas munie d'ajutages permettant de faire circuler le mélange gazeux choisi.

RÉSULTATS

I. — MODALITÉS DE LA RÉPONSE OLFACTIVE SUIVANT L'ÉPOQUE DE L'ANNÉE.

a. *Abeilles ou Guêpes d'été*. — Cette série d'expériences a été réalisée au mois d'août. Si l'on dépose sous une antenne de Guêpe, à un centimètre environ de celle-ci, une goutte d'essence de lavande, il apparaît au bout d'un temps de latence de 5 à 7 secondes des potentiels d'action rythmés à raison de 60/sec. environ et d'une amplitude sensiblement constante (50 μ V) (fig. II, A). Cinq secondes plus tard, la fréquence tombe à 20/sec. ; l'amplitude reste invariable (fig. II, B). Trente secondes plus tard, toute réponse électrique a cessé (fig. II, C). Dans ces deux derniers tracés, l'échelle des temps est la même, mais l'amplification est accrue. 90 à 95 p. 100 des antennes étudiées ont fourni des réponses analogues.

Une goutte d'essence de bergamote, disposée sous une antenne d'Abeille, provoque une réponse (fig. II, D) dont les caractéristiques sont tout à fait comparables à celles observées dans le cas précédent. Il en est de même dans le cas de la coumarine. Enfin, l'alcool camphré (fig. II, F) aussi bien que le camphre en poudre (fig. II, E) font apparaître une activité électrique notable. La quasi-totalité des antennes étudiées ont fourni des réponses à ces dernières substances odorantes, comme sous l'effet de l'essence de lavande.

b. *Abeilles d'hiver*. — Les Abeilles étudiées étaient en état d'hivernage complet. Elles ont été prélevées durant le mois de février sur un rayon après ouverture de la ruche, puis mises dans des cagettes type Liebefeld contenant du « candi à Reine » et de l'eau. Les cagettes étaient maintenues en étuve à 23° quelques heures avant l'expérience. Le stimulus odorant utilisé dans ce cas, de même qu'au cours des essais suivants, est l'essence de lavande.

Dans ces conditions, seulement 20 p. 100 des antennes étudiées ont donné

Fig. 2. — (*Série de gauche*). A, B, C : réponse olfactive d'antenne isolée de Guêpe obtenue sous l'effet de vapeurs d'essence de lavande.

A : après 8 secondes ; B : après 13 secondes ; C : après 28 secondes ; D, E, F : potentiels d'action d'antenne isolée d'Abeille obtenus sous l'effet de : D, vapeurs d'essence de bergamote ; E, vapeurs de camphre en poudre ; F, vapeurs d'alcool camphré.

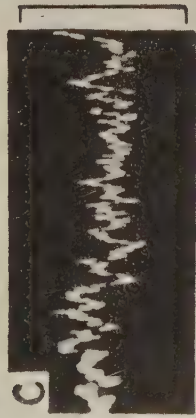
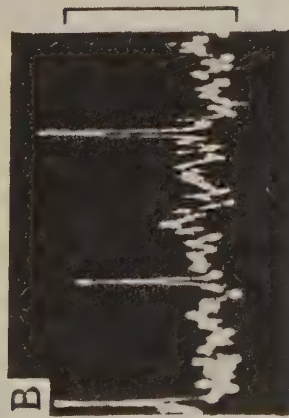
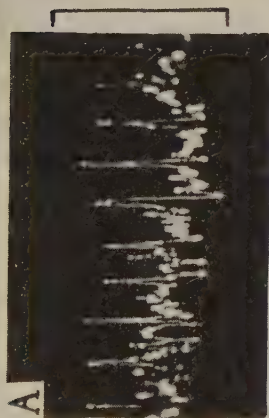
Temps en centièmes de seconde : échelle des amplitudes : 100 μ V pour A ; 70 μ V pour B, C, D, E, F.

(*Série de droite*). — Une préparation d'antenne isolée d'Abeille d'hiver, soumise à une atmosphère d'oxygène, ne présente qu'une très légère activité électrique (tracé A).

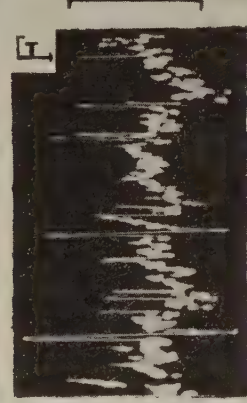
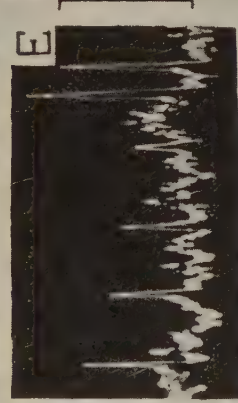
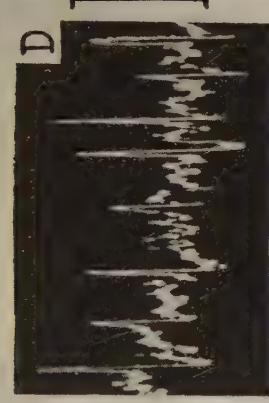
Il en est de même lorsque celle-ci est placée en atmosphère d'oxygène (début du tracé B), puis en atmosphère d'oxygène et d'essence de lavande (tracé B, à l'instant indiqué par le décrochement).

Par contre, dès que, en présence d'essence de lavande, l'oxygène est remplacé par le carbogène (tracé C, à l'instant indiqué par le décrochement), une activité électrique apparaît qui atteint son intensité maximum 20 secondes plus tard (tracé D).

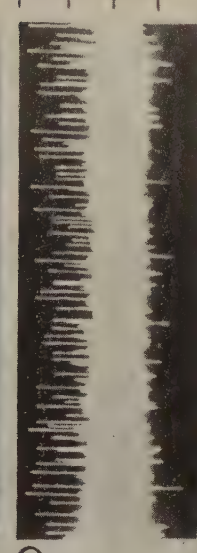
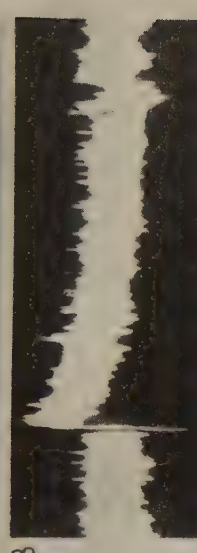
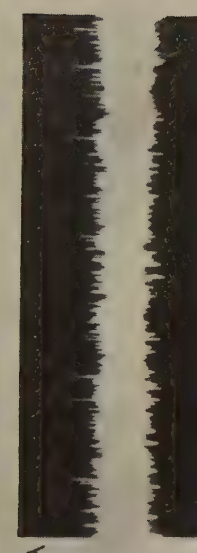
Temps en secondes. Échelle des amplitudes : 80 μ V.



0 5 10



0 5 10



0 1 2 3 sec.

80 μ v.

une réponse nette. Le délai d'apparition de celle-ci est de l'ordre d'une minute. L'activité électrique, une fois déclenchée, peut durer plus d'une minute.

c. *Abeilles de serre*. — Ces Abeilles ont vécu pendant un mois dans une serre à 20-25°, d'un volume de 50 m³ environ, où se trouvaient des ruchettes à trois cadres ayant au moins un cadre de couvain. Les Abeilles avaient à leur disposition des fleurs de colza. Leur comportement de butinage était parfaitement normal ; elles ramenaient à la ruche du pollen et du nectar. Elles ont été prises au hasard sur des rayons, au début de mars ; leur âge n'a pas été déterminé.

60 p. 100 des antennes étudiées ont donné des réponses olfactives. Celles-ci sont apparues après un délai d'au moins 25 secondes ; elles ont persisté pendant au moins 30 secondes.

d. *Abeilles du Midi*. — Ces Abeilles proviennent du littoral méditerranéen, où elles manifestaient une activité normale. La ruche d'où elles proviennent possédait trois cadres de couvain. Elles ont été prélevées au début de mars. Elles ont cessé toute activité de butinage en arrivant au centre apicole de Bures-sur-Yvette. Elles ont été étudiées 12 à 15 jours après leur arrivée.

40 p. 100 des Abeilles ont donné des réponses olfactives. Celles-ci sont apparues au bout de 45 secondes au moins ; elles ont duré au moins une minute.

II. — INFLUENCE DE L'ATMOSPHÈRE GAZEUSE ENVIRONNANT L'ANTENNE SUR LES CARACTÉRISTIQUES DE LA RÉPONSE OLFACTIVE.

Si une antenne isolée d'Abeille est exposée à une atmosphère de CO₂ pur, celle-ci est le siège, au bout de quelques secondes, d'une activité électrique très intense, mais très fugace, à laquelle succède une phase de silence total. Le retour à l'air fait réapparaître une phase temporaire d'hyperexcitabilité analogue à celle observée au début de l'action du CO₂ pur. Puis l'activité cesse peu à peu.

Une atmosphère contenant 20 à 30 p. 100 d'anhydride carbonique et 70 à 80 p. 100 d'oxygène produit sur l'antenne isolée l'apparition d'une activité électrique importante qui persiste jusqu'au moment où le mélange gazeux est remplacé par de l'oxygène.

Un mélange de 5 p. 100 de CO₂ et 95 p. 100 d'O₂ ne donne au maximum que quelques potentiels d'action. [Nous avons mis en évidence un effet analogue sur un autre tissu nerveux d'Insecte, la chaîne ganglionnaire de Blatte (BOISTEL et CORABŒUF, 1954).]

A la suite de ces résultats, nous avons réalisé l'expérience suivante, dont nous avons enregistré de façon continue les différentes phases.

Une antenne, provenant d'une Abeille d'hiver, est soumise à une atmo-

sphère d'air ou d'oxygène, puis à une atmosphère de « carbogène » (CO_2 5 p. 100, O_2 95 p. 100) (fig. II, A). On observe quelques rares potentiels d'action (1/sec.). On revient ensuite à l'oxygène et, au bout d'une minute, à l'instant indiqué par un décrochement du tracé, on fait agir des vapeurs d'essence de lavande (fig. II, B). Aucune activité électrique n'apparaît, même après 2 minutes. L'oxygène est alors remplacé par du carbogène, à l'instant indiqué par le décrochement du tracé II, C. Quelques secondes plus tard apparaissent des potentiels d'action dont le rythme augmente peu à peu pour atteindre sa valeur maximum au bout d'une vingtaine de secondes (fig. II, D). La durée totale de la réponse dépasse une minute.

D'autres essais nous ont fourni des résultats analogues, bien qu'en général la réponse olfactive n'apparaisse que 10 à 20 secondes après l'admission du carbogène.

TYPES D'ABEILLES.	TAUX des réponses.	TEMPS de latence des réponses.	DURÉE des réponses.
Abeilles d'été	90 à 95 %	5 à 7 sec.	20 à 30 sec.
Abeilles d'hiver	20 %	1 min.	Au moins 1 min.
Abeilles de Serre	60 %	25 sec.	35 à 45 sec.
Abeilles du Midi	40 %	45 sec.	1 min.

FIG. 3.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Les caractéristiques des réponses olfactives obtenues dans le cas des Abeilles d'été sont tout à fait comparables à celles trouvées chez d'autres espèces animales : après un temps de latence relativement court l'activité électrique apparaît, croît rapidement, puis décroît et cesse au bout de 30 secondes environ. Les récepteurs de l'organe olfactif réagissent et s'adaptent donc rapidement au stimulus.

Au contraire, dans le cas des Abeilles d'hiver, la sensibilité au stimulus olfactif est considérablement diminuée, puisque celui-ci reste inefficace dans 80 p. 100 des cas ; d'autre part, la durée de la réponse est notablement accrue et peut dépasser une minute, ce qui laisse supposer soit que les différents récepteurs de l'antenne n'ont pas le même temps de latence, soit que chacun d'eux s'adapte beaucoup plus lentement au stimulus, soit que la répartition des seuils est plus dispersée.

Abeilles de serre, Abeilles du Midi ont un comportement intermédiaire entre Abeilles d'été et Abeilles d'hiver. De plus, des Abeilles d'hiver placées en serre depuis seulement 8 jours ont présenté sensiblement le même taux de réponses que des Abeilles d'hiver normales. On peut donc supposer que les modifications que subissent les récepteurs des antennes lors des changements de saisons sont lentes et sans doute liées à des transformations physiologiques plus profondes.

A ce sujet, il semble que l'on ait peu d'information. On sait seulement que les Abeilles d'hiver possèdent des réserves azotées beaucoup plus grandes que les Abeilles d'été (LOTMAR).

Ces modifications physiologiques doivent être en rapport avec les conditions climatiques : les apiculteurs ont observé qu'à l'arrière-saison, bien que les sources mellifères soient encore importantes, il y a dans un rucher des colonies qui s'arrêtent de butiner beaucoup plus tôt. De même, la reprise d'activité au printemps est assez hétérogène et pourrait être liée à cette diminution des réactions sensorielles.

Dans l'état actuel de nos recherches, nous ne sommes pas en mesure d'expliquer le mécanisme d'une telle diminution de sensibilité olfactive. Il est très vraisemblable cependant que les centres nerveux puissent agir en abaissant ou en élevant le seuil d'excitabilité des récepteurs olfactifs.

D'autre part, en ce qui concerne l'action du gaz carbonique, on sait qu'il existe à l'intérieur de la ruche une teneur importante de ce gaz qui, pour HAZELHOFF, est de 0,7 p. 100, pour ABETISIAN varie de 0,9 à 2,5 p. 100, pour LE BIGOT varie de 1,18 à 2,3 p. 100, et selon WALLA peut atteindre jusqu'à 8,2 à 9,4 p. 100 dans le cas d'une ruche fermée.

Bien que nous n'ayons pas obtenu de facilitation nette de la réponse olfactive pour des teneurs en CO_2 inférieures à 5 p. 100, il est permis de supposer que l'anhydride carbonique existant à l'intérieur de la ruche permet aux ouvrières de mieux percevoir les odeurs portées par les butineuses lorsque celles-ci retournent à la ruche.

On sait (VON FRISCH) que les Abeilles s'informent mutuellement de la qualité des sources mellifères par l'odeur du nectar et diverses odeurs dont elles sont imprégnées. Leur corps, en effet, retient longtemps et fortement les odeurs.

Summary.

With a classical system of amplification and registration, we have obtained electrical responses to various stimuli in isolated antennae of Wasps and Bees.

A very light deformation of the antenna calls forth a marked electrical activity.

Different odoriferous substances (oils of bergamot, lavender, coumarin, camphor) brought near an antenna produce an electrical response:

— The latency of this response, its amplitude and its duration are not the same with summer Bees and with winter Bees.

— On the other hand, the composition of gaseous atmosphere in which the

experiment is carried out is very important: an atmosphere containing 5 % of CO₂ largely facilitates the olfactive response.

It is very likely that for weaker rates of CO₂ similar to those usually existing in the hive, there is a facilitating effect which favours perception of smells between individuals of the same colony.

Zusammenfassung.

Unter Zuhilfenahme eines klassischen Verstärkersystems haben wir an den isolierten Fühlern von Bienen und Wespen elektrische Effekte als Antwort auf verschiedenartige Reize hin registriert. Bereits sehr geringfügige Deformationen der Fühler führen zum Auftreten bedeutsamer elektrischer Aktivitäten. Verschiedenartige duftende Stoffe (Bergamotöl, Lavendelöl, Kumin, Kampher) führten zu einem elektrischen Antworteffekt, wenn man sie in Fühlernähe verbrachte:

Die Verzögerung im Auftreten dieses Effekts, dessen Amplitude und Dauer waren bei Sommer- und Winterbienen nicht gleichartig. Die Zusammensetzung der Gas-Atmosphäre, in welcher der Versuch abläuft, ist sehr bedeutsam. 5 % CO₂-Gehalt erleichtern wesentlich das Auftreten olfaktorischer Effekte. Auch für geringere (gegenüber der freien Atmosphäre jedoch verstärkte) CO₂-Konzentrationen, wie sie etwa im Bienenstock normalerweise auftreten, gilt solches, indem im Beuteninnern die gegenseitige geruchliche Wahrnehmung der Individuen eines Volkes begünstigt wird.

BIBLIOGRAPHIE.

1950. ABETISIAN (G. A.). — En russe (*Pchelovostvo*, **10**, 533-536).
 1953. LE BIGOT (L.). — Les particularités de l'atmosphère interne des ruches (*L'Apiculteur*, Sect. Scientifique).
 1953. BOISTEL (J.). — Étude fonctionnelle des terminaisons sensorielles des antennes d'Hyménoptères (*C. R. Soc. Biol.*, **147**, 1683-1688).
 1954. BOISTEL (J.), CORABŒUF (E.). — Action excitante de l'anhydride carbonique sur l'activité électrique du nerf isolé d'Insecte (*J. Physiol.*, **46**, 258-261).
 1948. VON FRISCH (K.). — Aus dem Leben der Bienen (*Wien*).
 1953. HAZELHOFF (E. F.). — Flocculation in a Bee-hive during Summer (*Physiologia comparata et Ecologia*, **3**, 343-364).
 1939. LOTMAR (R.). — Der Eiweiss-Stoffwechsel im Bienenvolk (*Apis mellifica*), Während der Ueberwinterung (*Landwirtschaftlichen Jahrbuch der Schweiz.*, 34-71).
 1948. WALLA (F.). — Der Kohlensäuregehalt in verschlossenen Bienenstöcken während des Winters (*Bienenfater*, **73**, 331).

DISCUSSION

M. GRUCH demande si M. BOISTEL a étudié les réactions olfactives ou tactiles d'un article antennaire isolé.

M. BOISTEL répond qu'il a renoncé à le faire jusqu'à présent étant donné la petitesse des articles, mais qu'il estime possible d'étudier les réactions sensorielles d'une antenne isolée, privée d'un ou de plusieurs articles.

DIE REGULATION DES WASSERHAUSHALTES DER HONIGBIENE

von

Dr. G. ALTMANN

Aus dem Zoologischen Institut der Universität des Saarlandes.

Die Wasserhaushaltsregulation der Insekten wurde noch kaum untersucht. Es gibt Arten, deren Wasserbedarf sehr hoch ist, während andere mit geringsten Wassermengen auskommen. Winterschläfer z.B. nehmen monatelang kein Wasser zu sich und müssen den Bedarf aus dem intermediären Stoffwechsel, also den vorhandenen Körperreserven decken. Fluginsekten benötigen eine wesentlich bessere Wasserregulation als nicht oder selten fliegende Insekten. Der Wasserverbrauch einer fliegenden Biene ist z.B. sehr hoch. Sie kann während des Fluges fast das gesamte Blutwasser verlieren.

Die Untersuchungen über die Regulation des Wasserhaushaltes betrafen den Wasserbedarf, die Wasserspeicherung und die Exkretion. Dabei mussten sowohl die äußeren, d.h. klimatischen, als auch die inneren hormonalen Faktoren berücksichtigt werden.

1. DER WASSERVERBRAUCH :

Die Versuche wurden im Thermostaten an gekäfigten Flugbienen durchgeführt. Meßpipetten ermöglichten eine genaue Registrierung des von den Bienen verbrauchten Wassers. Wie viele physiologischen Vorgänge so ist auch der Wasserverbrauch von klimatischen Vorgängen sehr stark abhängig. Es wurden die verschiedenen Faktoren einzeln untersucht, z.B. Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Luftdruck, Licht und Kohlendioxidgehalt der Luft.

Bei der Beurteilung des Temperatureinflusses auf den Wasserhaushalt muß auch die Luftfeuchtigkeit berücksichtigt werden, da diese für die Verdunstungsmöglichkeit ausschlaggebend ist. Abbildung 1 zeigt den Einfluß der Temperatur auf die Wasseraufnahme bei gleichbleibender relat. Luftfeuchtigkeit von 45 %, während Abbildung 2 die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der relat. Luftfeuchtigkeit bei gleichbleibender Temperatur von 30° C erkennen läßt.

Bei gleichbleibender Luftfeuchtigkeit erhöht sich der Wasserbedarf

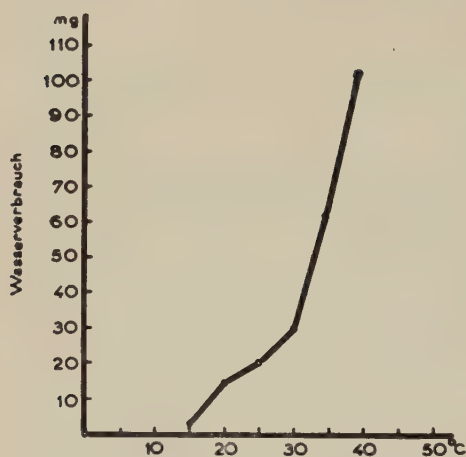


Abb. 1. — Die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der Temperatur bei gleichbleibender Luftfeuchtigkeit von 45 %.

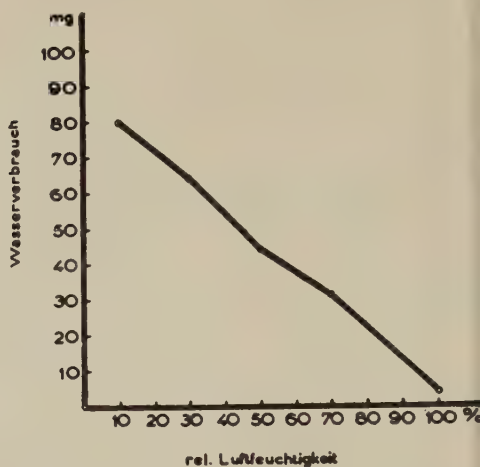


Abb. 2. — Die Abhängigkeit der Wasseraufnahme von der relat. Luftfeuchtigkeit bei gleichbleibender Temperatur von 30° C.

mit ansteigender Temperatur, verringert sich jedoch bei ansteigender Luftfeuchtigkeit und gleichbleibender Temperatur.

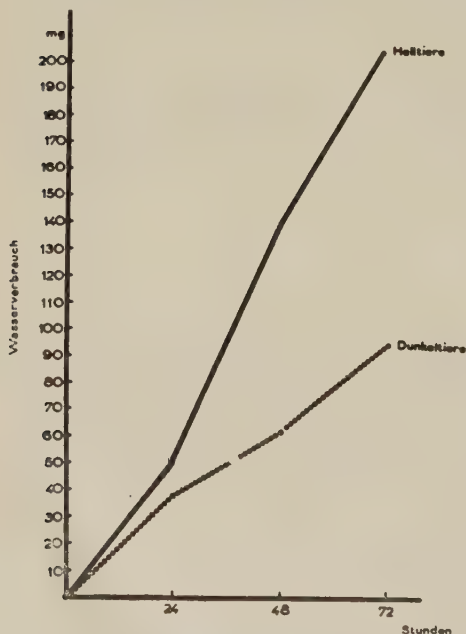


Abb. 3. — Der Wasserverbrauch von hell und dunkel gehaltenen Bienen.

Die direkte Beleuchtung oder Bestrahlung kann zu einer Wärmestauung oder Erhöhung der Verdunstung führen. SAYLE fand, daß der Stoffwechsel von *Aeschna umbrosa* im Dunkeln reduziert war. Gleichartige Ergebnisse wurden an Carabiden erzielt, bei denen sogar die Lebensdauer der dunkel gehaltenen Tiere verkürzt war. Ähnliche Resultate erhielt ich bei meinen Hell-Dunkel-Versuchen an Bienen, was die Wasseraufnahme anbelangt. Helltiere verbrauchten wesentlich mehr Wasser in 24 Stunden als dunkel gehaltene Tiere, wie aus den Kurven der Abbildung 3 zu ersehen ist.

In einer Druckkammer wurde der Einfluß des Luftdruckes überprüft. SAJO wies bei barometrischen Depressionen eine Steigerung der Flugtätigkeit der Insekten nach. Nach eigenen Beobachtungen dürfte dies auch bei den Bienen der Fall

sein, auch ist die Stechlust erhöht. Auf die Wasseraufnahme hingegen konnte kein Einfluß des Luftdruckes nachgewiesen werden.

Ein weiterer wichtiger Faktor, der auf den Wasserverbrauch einwirkt, ist die Kohlendioxydspannung der Luft. Durch den CO_2 -Gehalt wird das Öffnen und Schließen der Stigmenöffnungen reflektorisch reguliert. Nach Zugabe von CO_2 steigt der Wasserverbrauch infolge erhöhter Verdunstung stark an.

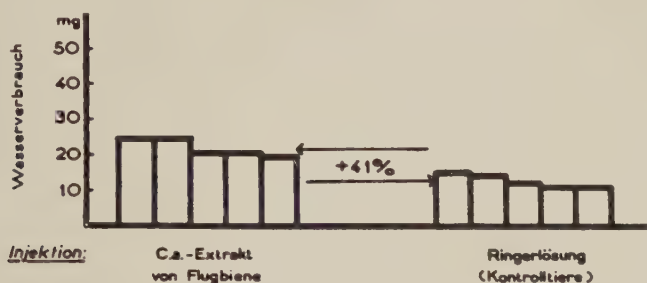


Abb. 4. — Die Wirkung von Corpora allata-Extrakten auf den Wasserverbrauch.

Außer den genannten Außenfaktoren wurden, wie schon erwähnt, auch die den Wasserverbrauch regulierenden inneren Faktoren untersucht. Bei den Untersuchungen der Sexualwirkstoffe (ALTMANN, 1952) bemerkte ich eine unterschiedliche Wasseraufnahme der Versuchsbienen nach Injektion von Corpora allata- und Corpora cardiaca-Extrakten. KOIDSUMI untersuchte die Relation zwischen dem Wassergehalt und dem „Hormonzentrum“ während der Metamorphose bei *Chilo simplex*. Die Zunahme des Wassergehaltes ist das Resultat der Aktivierung des „Hormonzentrums“ während der Verpuppung.

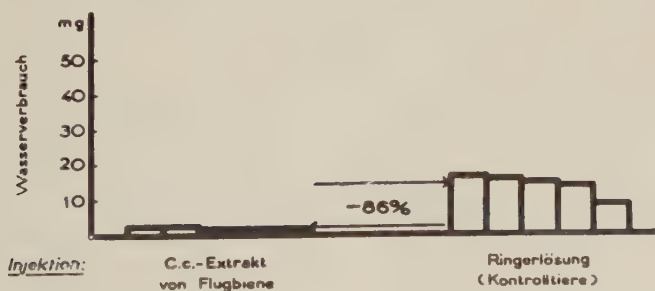


Abb. 5. — Die Wirkung von Corpora cardiaca-Extrakten auf den Wasserverbrauch.

Extrakte von Corpora allata steigern nach Injektion den Wasserverbrauch (Abbildung 4), während Corpora cardiaca-Extrakte ihn vermindern (Abbildung 5). Extrakte aus Malpighischen Gefäßen und Fettkörper waren auf den Wasserhaushalt ohne Einfluß. Der Wasserbedarf wird also bei den Bienen von den Corpora allata und Corpora cardiaca regulierend beeinflusst. Zwischen beiden herrscht ein Antagonismus.

2. SPEICHERUNG DES WASSERS :

Bei den Wirbeltieren sind besonders die Muskeln als Wasserspeicher bekannt. Sie können im Bedarfsfalle viel Wasser aufnehmen und wieder an andere Organe und das Blut abgeben. Dagegen sind Gehirn und Sinnesorgane in ihrem Wassergehalt sehr konstant. Bei Avertebraten dient meist die Hämolymphe als Wasserspeicher. PUSSWALD zeigte, daß bei Schnecken das Wasser hauptsächlich im Blut gespeichert wird. Starke Schwankungen der Blutmenge bei Bienen fand BEUTLER. Wenn man den Gesamtwassergehalt gleich 100 % setzt, so macht der Wassergehalt des Blutes bei Fischen etwa 2,7 %, beim Hund 5,4 %, bei Schnecken 22,8 % und bei Bienen 25-30 % aus. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß das Blut der Insekten bei der Wasserspeicherung eine große Rolle spielt.

Insekten gehören zu den wenigen Tierklassen, die unter sehr trockenen Außenbedingungen leben können. Sie verdanken dies nicht zuletzt dem Vermögen des Blutes Wasser zu speichern. Von besonderer Wichtigkeit ist die Art der Wasserbindung im Körper. Nach ROBINSON ist die Menge des frei im Körper vorkommenden Wassers leicht regulierbar, das kolloidal gebundene aber bleibt meist unbeeinflusst durch Außenbedingungen. Arten, die sich von trockenem Futter ernähren, enthalten einen größeren Prozentsatz an Wasser kolloidal gebunden. Der Reiskäfer hat 48 % Wassergehalt, wovon 35 % gebunden sind. Insekten, die meist feuchte Nahrung zu sich nehmen, haben einen Wassergehalt von 58-92 %, wovon nur 3-9 % gebunden sind. Ähnliche Werte gelten auch für die Bienen. Die kolloidale Bindung erklärt also die Widerstandsfähigkeit mancher Formen gegen Austrocknung. Bienen mit wenig kolloidal gebundenem Wasser gehen bei Wassermangel sehr bald zugrunde. Im allgemeinen können Insekten einen großen Teil ihres nicht gebundenen Wassers verlieren ohne ihre Vitalität einzubüßen.

LOTMAR fand eine Abhängigkeit des Wassergehaltes vom physiologischen Zustand der Bienen und PARHON eine jahreszeitliche Abhängigkeit. Bei meinen Versuchen konnte durch Untersuchungen des Blutes und der Därme auch der Einfluß der Corpora allata und Corpora cardiaca auf die Wasserspeicherung nachgewiesen werden. Nach Injektion von Corpora allata-Extrakten war der Blutwassergehalt bis zu 20 % erhöht, nach Corpora cardiaca-Extrakten um etwa den gleichen Betrag erniedrigt.

3. REGULATION DER EXKRETORISCHEN TÄTIGKEIT :

Die Wasserabgabe erfolgt durch die Malpighischen Gefäße und durch Transpiration. Die exkretorische Tätigkeit der Malpighischen Gefäße wurde kolorimetrisch gemessen. Neben der Ausscheidung der Stoffwechselprodukte haben die Exkretionsorgane die Fähigkeit zahlreiche vom Körper aufgenommenen Stoffe, z.B. auch Farbstoffe, zu eliminieren.

Die Mitteldärme mit den Malpighischen Gefäßen kamen für 30 Minuten in eine isotonische Neutralrot-Ringerlösung, sie wurden dann abgespült, mit Alkohol extrahiert und filtriert. Der Farbstoffgehalt des Filtrats wurde im Pulfrich-Photometer bestimmt. Die Exkretionsleistung der Malpighischen Gefäße hängt von der Permeabilität ab.

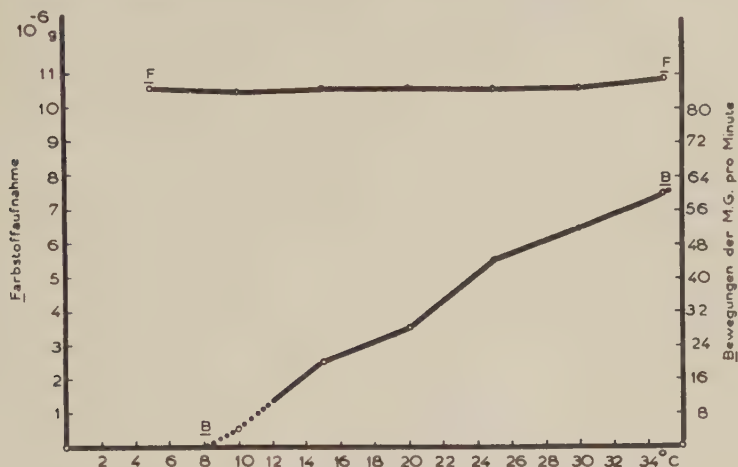


Abb. 6. — Abhängigkeit der Farbstoffaufnahme und der Bewegungsfrequenz der Malpighischen Gefäße von der Temperatur.

Abbildung 6 zeigt, daß die Exkretion von der Temperatur nicht beeinflusst wird. Die Bewegungsfrequenz der Malpighischen Gefäße steigt mit der Temperaturerhöhung bis ca 38° C an (KOLLER, 1948), ohne die Exkretion zu steigern.

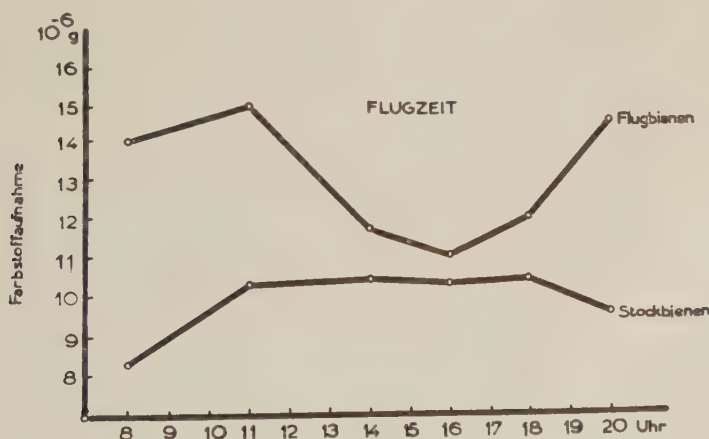


Abb. 7. — Abhängigkeit der exkretorischen Tätigkeit von der Tageszeit.

Die exkretorische Tätigkeit der Malpighischen Gefäße erreichte bei meinen Versuchen einen Maximalwert bei $\text{pH} = 7$. Übereinstimmend

ist auch die Bewegungsfrequenz der Malpighischen Gefäße bei $pH = 7$ maximal, entsprechend dem natürlichen pH -Milieu der Bienenhämolymph.

Die Doppelkurve auf Abbildung 7 demonstriert den Tagesrhythmus der Exkretion von Stock- und heimkehrenden Flugbienen. Während der Flugzeit zeigen die Flugbienen eine verminderte Exkretionstätigkeit, die Stockbienen dagegen nicht.

Da die Bienen während der Flugzeit sehr viel Wasser benötigen, ist eine Verminderung der Exkretion sinnvoll. Einen ähnlichen Tagesrhythmus der Wasserausscheidung, der auch hormonal bedingt ist, kennt man auch bei den Wirbeltieren.

Abbildung 8 zeigt die exkretionssteigernde Wirkung der Corpora allata und die exkretionsvermindernde Wirkung der Corpora cardiaca.

Bei den Wirbeltieren können die Hormone allgemein als nicht artspezifisch angesehen werden. Das gleiche gilt auch für Insektenhormone. Die Extrakte der Bienen-Corpora allata und Corpora cardiaca wirken auch auf den Wasserhaushalt z.B. der Hummeln, Wespen, Grillen, Stabheuschrecken und umgekehrt.

Die auf den Wasserhaushalt einwirkenden Hormone der Corpora allata und Corpora cardiaca werden durch Kochen nicht inaktiviert, sind also thermostabil.

Auf den Wasserhaushalt der Wirbeltiere wirken Hypophysen-Vorderlappen-, Hypophysen-Hinterlappen-, Nebennieren- und Schild-

drüsen-Hormone. Die genannten Hormone der Wirbeltiere zeigen mit Ausnahme des Adrenalin keine Wirkungen auf den Wasserhaushalt der Bienen. Das Adrenalin hat eine deutlich verminderte Wirkung auf die Wasseraufnahme und Exkretion der Bienen, ist also wirkungsgleich mit Corpora cardiaca-Extrakten. In besonderen Versuchsreihen festgestellt

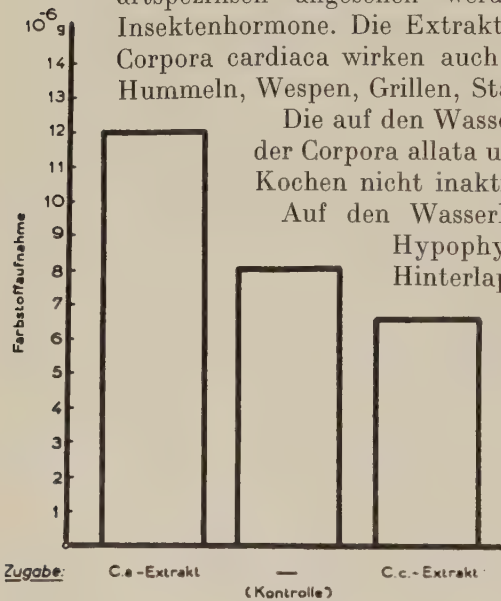


Abb. 8. — Einfluß der Corpora allata und Corpora cardiaca-Extrakte auf die exkretorische Tätigkeit der Malpighischen Gefäße.

wurde, auf Wirbeltiertestobjekte, z.B. auf Kaninchenohr und Kaninchendarm, keinerlei Wirkung.

WIGGLESWORTH und seine Mitarbeiter untersuchten Corpora cardiaca-Extrakte mit Hilfe der Papierchromatographie und fanden eine Ähnlichkeit mit dem Adrenalin. Es handelt sich wahrscheinlich um ein Orthodiphenol ähnlicher Struktur wie das Adrenalin.

Summary.

We have studied the intake, storage and excretion of water.

1. Importance of external factors: by raising the temperature the consumption of water increases, with increasing relative humidity the need for water decreases. Insects kept in light consume proportionally more water than those which are kept in the dark. The atmospheric pressure has no influence on the water metabolism. An increase in the CO_2 content of the air stimulates the reflex opening of the spiracles, and thus the transpiration increases, while the need for water also increases.

2. Importance of the internal factors: by injection of different glandular extracts, we have been able to demonstrate the influence of the *Corpora allata* and the *Corpora cardiaca*. The *Corpora allata* increases but the *Corpora cardiaca* decreases the need for water. The blood serves as a water reservoir. The hormone from the *Corpora allata* increases the fluidity of the blood, while the *Corpora cardiaca* hormone increases the viscosity of the blood.

We have determined by a colourmetric method the quantity of urine. The quantity of urine is independent of the temperature, and reaches its maximum at $\text{pH} = 7$. There is a diurnal rhythm in excretion, and during the flying period this is diminished. The daily rhythm is dependent on the hormone production, and is very probably also dependent on the changing permeability of the Malpighian tubes, which is also influenced by hormone production. The *Corpora allata* hormone increases excretion, and the *Corpora cardiaca* hormone decreases excretion. The above mentioned hormones are thermostable, and are not specific for bees. Of the vertebrate hormones, only adrenalin has an effect on the water economy of bees, and then it acts similarly to the *Corpora cardiaca* hormone. The *Corpora cardiaca* hormone is probably an orthodiphenol similar to adrenalin.

Résumé.

Nous avons étudié le besoin, le stockage et l'excrétion de l'eau.

1. Importance des facteurs externes : le besoin d'eau augmente avec la température ; il diminue lors de l'augmentation du degré hygrométrique. Les animaux maintenus à la lumière utilisent proportionnellement plus d'eau que les animaux maintenus dans l'obscurité. La pression atmosphérique n'a aucune incidence sur le métabolisme de l'eau. L'augmentation de la teneur atmosphérique en CO_2 provoque l'ouverture réflexe des stigmates ; la transpiration augmente, le besoin d'eau s'accroît.

2. Importance des facteurs internes : en injectant des extraits de différentes glandes, nous avons pu mettre en évidence l'influence des *Corpora allata* et des *Corpora cardiaca*. Les *Corpora allata* augmentent, les *Corpora cardiaca* diminuent le besoin en eau. L'eau est stockée dans le sang. Les extraits de *Corpora allata* provoquent une hydrémie, ceux de *Corpora cardiaca* une anhydrémie du sang. Nous avons déterminé par une méthode colorimétrique la quantité excrétée. Elle ne dépend pas de la température, son optimum se situe au $\text{pH} = 7$. Il existe un rythme diurne de l'excrétion qui diminue pendant le vol. Le rythme diurne est sous le contrôle de facteurs endocrines, qui modifient vraisemblablement la perméabilité des tubes de Malpighi. Les hormones des *Corpora allata* font augmenter, celles des *Corpora cardiaca* diminuer l'excrétion. Ces hormones sont thermostables et non spécifiques. Seule parmi les hormones des Vertébrés, l'adrénaline a une action sur le métabolisme de l'eau des Abeilles, elle agit comme les hormones des *Corpora cardiaca*, ces dernières étant vraisemblablement constituées par un orthodiphenol voisin de l'adrénaline.

LITERATUR.

1952. ALTMANN (G.). — Die Lokalisation der Sexualwirkstoffe bei der Honigbiene (*Z. f. Bienenforschung*, **1**).
1936. BEUTLER (R.). — Über den Blutzucker der Bienen (*Z. f. vergl. Physiol.*, **24**).
1952. KOIDSUMI (K.). — Water content and the hormone-center for the pupation of hibernating larvæ of *Chilo simplex* (*Annotat. Zool. jap.*, **25**).
1948. KOLLER (G.). — Rhythmische Bewegung und hormonale Steuerung bei den Malpighischen Gefäßen der Insekten (*Biol. Zbl.*, **67**).
1951. LOTMAR (R.). — Gewichtsbestimmungen bei gesunden und noseimakranken Bienen. Ein Beitrag zum Problem des Stoffwechsels und Wasserhaushaltes (*Z. f. vergl. Physiol.*, **33**).
1909. PARHON (M.). — Les échanges nutritifs chez les Abeilles (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **9** [9]).
1947. PUSSWALD (A. W.). — Beiträge zum Wasserhaushalt der Pulmonaten (*Z. f. vergl. Physiol.*, **31**).
1928. ROBINSON (W.). — Water conservation in insects (*J. Econ. Entom.*, **21**).
1897. SAJO (K.). — Insektenreisen (zitiert aus : UVAROV, — *Insects and climate* — *Trans. Ent. Soc. Lond.*, **79**, 1931).
1928. SAYLE (M. H.). — The metabolism of insects (*Biol. Bull.*, **54**).
1954. WIGGLESWORTH (V. B.). — Neurosecretion and the corpus cardiacum of insects (*Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, **24**).
-

WEITERE BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE NAHRUNG VON VESPIDEN-LARVEN

von

J. O. HÜSING

Institut für Landwirtschaftl. Zoologie der Universität Halle (Deutschland).

In einer kürzlich erfolgten Veröffentlichung (Hüsing, 1954) sind bereits einige Feststellungen über die Ernährung von Vespiden-Larven niedergelegt. Es handelt sich dabei um *Vespa vulgaris* L. und eine *Dolichovespula* sp., deren Larven auf sehr verschiedenartige Weise ernährt befunden wurden.

Während in früheren Arbeiten eine Klärung der Larvenernährung bei der genannten Familie nur auf dem Wege der Beobachtung futtertragender Arbeiterinnen versucht wurde, konnte jetzt an histologischem Material eine eingehendere Beurteilung stattfinden. Dabei war es möglich, über Menge, Art und Verdauungszustand der aufgenommenen Nahrung gewisse Vorstellungen zu erlangen. Aus der Gesamtheit der vorliegenden Beobachtungen ist hinsichtlich der Ernährung der verschiedenen Altersstufen und auch der Geschlechtstypen ein klareres Bild zu geben als allein auf Grund der Rückschlüsse, die vom fütternden Tier aus zu ziehen wären. Auch gestatten die Chitinreste bis zu einem gewissen Grade ein Urteil über die Zugehörigkeit der Nahrungstiere, natürlich nicht in dem Umfange, wie die betr. Feststellungen an den Beutestücken der Arbeiterinnen getroffen werden können.

Bei den beiden oben genannten Arten ließ sich zunächst eine sehr stark ausgeprägte Spezialisierung hinsichtlich der verfütterten Beutetiere beobachten. Es ist bei der Besprechung der Ergebnisse darauf hingewiesen worden, daß von einer Verallgemeinerung der Spezialisierung noch nicht die Rede sein konnte. Es war zunächst an eine sicher vorliegende individuelle Spezialisierung gedacht. Weitere Unterlagen (Material aus verschiedenen Jahreszeiten und von den einzelnen Arten und Gattungen der *Vespidæ*) müssen zur endgültigen Klärung noch herangezogen werden.

Im Jahre 1954 konnte eine Reihe von Nestern der Arten *Vespa crabro* L., *Vespa vulgaris* L. und *Vespa germanica* F. gesammelt und die Larven der genannten Arten einer Untersuchung zugeführt werden.

Die Bemerkung von JANET (1895) über die Nahrung der Imaginalformen und der Larven bei *Vespa crabro* L., daß sich die Nahrungssubstanzen für beide Entwicklungsstufen nicht unterscheiden, kann zunächst bestätigt

werden, wenn auch mancherseits gegensätzliche Auffassungen vertreten worden sind. Es besteht natürlich für die hier wiedergegebenen Beobachtungen die Einschränkung, daß nur Larvenmaterial untersucht wurde. Man darf jedoch wohl annehmen, daß neben der Aufnahme von Pflanzensäften, gleich welcher Herkunft, die von den Arbeiterinnen eingetragenen Beutetiere auch von diesen verzehrt werden, neben der Verwertung als Larvenfutter. In Verallgemeinerung dürfte dieser Befund auch auf andere Arten übertragen werden können.

Für *Vespa crabro* L. ist vorerst die Reihe der Entwicklungsstufen noch nicht geschlossen. Bei etwa 4 mm (im Schnittpräparat) langen Larven von Arbeiterinnen ist das Darmlumen nahezu ganz mit Chitinresten erfüllt. In einem Falle erstreckt sich diese Füllung über $4/5$ des Lumens, so daß nur der anale Abschnitt davon frei bleibt. Dieser Befund spricht dafür,

daß Jungstlarven mit einer Nahrung versehen werden, die, wahrscheinlich mehr oder weniger flüssig, aus Pflanzensäften oder Futtersaft besteht. Es würde dann erst mit zunehmendem Alter eine Versorgung mit fester Nahrung einsetzen. Auf diesen Umstand wird noch bei der Besprechung von *Vespa vulgaris* L. hingewiesen.

Im Hinblick darauf, daß die Kotabgabe nur einmal am Ende der larvalen Periode stattfindet, ist die mit ansteigendem Alter zunehmende Füllung mit Nahrungspartikeln (hier Chitinbruchstücken) erklärlich. Eine Beurteilung des Füllungsgrades des Darmes bei Arbeiterinnenlarven im Gegensatz zu Königinnenlarven kann daher nur auf dem Wege einer vergleichenden Betrachtung erfolgen. Unter dieser Voraussetzung ist zu sagen, daß Arbeiterinnenlarven im jugendlichen Alter die Tendenz zu einer starken Füllung des Darmes mit Chitinbruchstücken zeigen

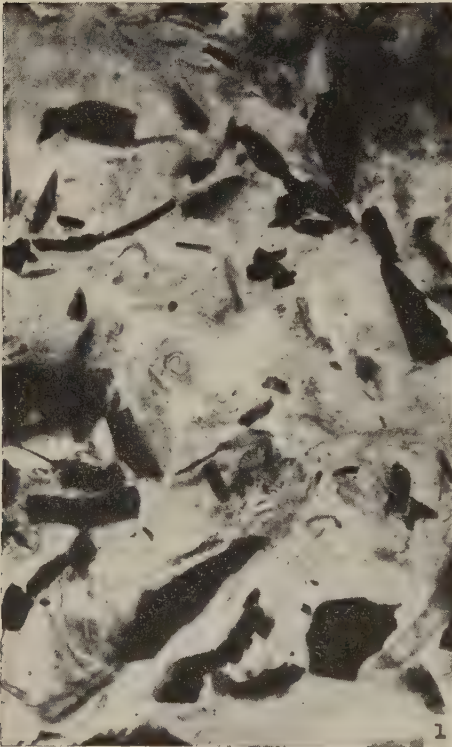


Abb. 1. — *Vespa crabro* L. Darminhalt einer jungen Arbeiterinnenlarve. Okul. 6 \times , Obj. 24/0,42. Orig.

(Abb. 1). Die gleichen Verhältnisse liegen, natürlich in verstärktem Maße, bei adulten Larven vor.

Ein abweichendes Bild ergibt sich bei Betrachtung des Darmes von Königinnenlarven. Dort finden sich Einlagerungen von Chitin nur in

etwa mittelstarker Ausdehnung (Abb. 2). Es ist keine quantitative Auszählung der genannten Bestandteile vorgenommen worden, sondern auf Grund der vergleichsweisen Betrachtung eine allgemeine Beurteilungsgrundlage gegeben. Auf dieser Basis zeigt sich zunächst, daß Königinnenlarven in geringerem Umfange mit festen Nahrungsbestandteilen ernährt werden als Arbeiterinnenlarven.

Diese unterschiedliche Fütterung kommt des weiteren dadurch zum Ausdruck, daß die Bruchstücke bei den Königinnenlarven im allgemeinen kleiner, also besser aufbereitet sind. Bei einigen Arbeiterinnenlarven sind Messungen besonders großer Chintinteile vorgenommen

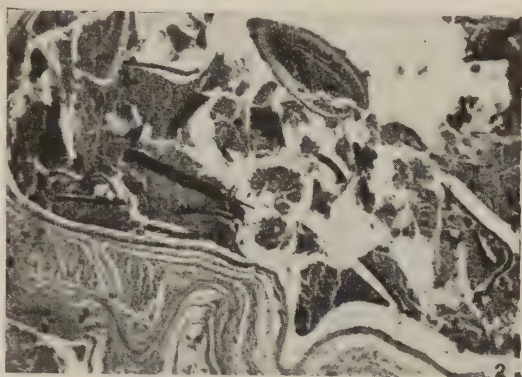


Abb. 2. — *Vespa crabo* L. Vorderer Darmabschnitt einer adulten Königinnenlarve. Okul. 6 \times , Obj. 16/0,16. Orig.

worden. Es resultieren daraus folgende Größendifferenzierungen in μ (als Beispiele) : 101×48 ; 132×70 ; 132×79 ; 154×79 ; 163×97 ; 171×48 . Einen Ausnahmefall stellt die Beobachtung eines besonders großen Bruchstückes bei einer Königinnenlarve in der Ausdehnung von $189 \times 132 \mu$ dar (Altlarve).

Als Nahrungsbestandteile konnten identifiziert werden Borsten und ganze Borstenfelder, Porenfelder, Gelenkteile, Tracheenbruchstücke, weiterhin Mandibelteile sowie Corneabereiche. Diese Befunde weisen darauf hin, daß es sich bei den Beutetieren vornehmlich um Imaginalstadien handelt.

Besonders auffallend war der Besatz an Insektenhaaren, bei denen es sich um solche von *Apis mellifica* L. handelt. Es sind also zumindest von den Insassen der beobachteten Nester häufiger Honigbienen erbeutet worden.

Bei *Vespa vulgaris* L. konnte an dem vorliegenden Larvenmaterial aller Stadien die Stufenfolge der Ernährung beobachtet werden. Zuerst finden sich naturgemäß Dotterschollen im Darm. Anschließend wird den Larven irgendwie gestaltete flüssige Nahrung zugeführt. Parallel zur Ernährung der Larven von *Apis mellifica* L. dürfte gegebenenfalls mit Futtersaft zu rechnen sein. Der Darminhalt erscheint dann flockig granuliert. Bei Larven in einer Größe von 3 mm (im Schnittpräparat) treten die ersten festen (Chitin-) Bestandteile auf. In diesem Stadium sind daher nur erst geringe Chitinmengen feststellbar, die unmittelbar hinter der Valvula cardiaca gelagert sind. Auch rund 4-4,5 mm lange Tiere zeigen eine gleiche Verteilung der Bruchstücke. Teilweise waren auch noch Chitinsplitter innerhalb der Valvula cardiaca zu finden. Man wird aus diesen Befunden

heraus nicht unmittelbar von einem Hineinstrudeln der Nahrung in den Larvenkörper sprechen können, sondern muß eine normale, mehr oder weniger langsame, Nahrungsaufnahme als gegeben betrachten. Auch bei größeren Exemplaren füllt sich das Darmlumen erst nach und nach mit festeren Bestandteilen. Abb. 3 gibt einen Ausschnitt aus dem mittleren Darmbereich einer jungen Larve. Im Bilde rechts liegt der anale Abschnitt,

in den hinein die ersten Chitinbruchstücke vorgedrungen sind.

Der Besatz an Chitin im larvalen Arbeiterinnendarm ist als stark bis sehr stark zu charakterisieren. Bei Königinnenlarven fällt auf, daß sich teilweise nur wenige Chitinstücke im Darm befinden. Der Besatz mit solchen Nahrungsteilen ist nur schwach bis mittelstark. Erst bei adulten Larven läßt sich eine mittelstarke bis starke Ansammlung beobachten. Auch hier ist die gleiche zeitliche Aufeinanderfolge der Ernährungsstufen festzustellen wie bei Arbeiterinnenlarven.

Die Größe der festen Nahrungsbrocken ist bei königlichen Larven geringer als bei denen von Arbeiterinnen. Bei diesen traten Bruchstücke auf in einer Ausdehnung (in μ) von 88×88 (quadratisch); 88×61 (dreieckig); 92×40 (polymorph), wie auch



Abb. 3. — *Vespa vulgaris* L. Vorderer Darmabschnitt einer jungen Königinnenlarve. Okul. 6 \times , Obj. 16/0,16. Orig.

von 128×110 (polymorph) bis zu 185×70 . Im Vergleich zu *Vespa crabro* L. sind sie hier im Durchschnitt kleiner, jedoch finden sich auch vereinzelt sehr große Stücke (bis 242μ lang). Die Chitinstücke in Larven von *Vespa vulgaris* L. (Königinnen und Arbeiterinnen) erreichen bei jungen Larven nur eine geringe Größe. Die Nahrung ist also für die jugendlichen Stadien besonders aufbereitet.

Die Chitinbestandteile sind Borstenfelder, Hakenborsten, Gelenkstücke, Porenfelder, Tracheenbruchstücke, Corneateile. Es waren auch Insektenhaare, beispielsweise von *Apis mellifica* L., vorhanden. So ist also bezüglich des Charakters der Beutetiere (vornehmlich Imaginalstadien) kaum ein Unterschied gegenüber *Vespa crabro* L. gegeben. Über das Vorkommen von pflanzlichen Zellresten wird abschließend für alle beobachteten Arten zu berichten sein.

Am Beispiel von *Vespa vulgaris* L. läßt sich die Bemerkung von KIRBY und SPENCE (1843), zitiert nach DUNCAN (1939), bestätigen, daß sehr junge

Larven nur mit flüssiger Nahrung versorgt werden. Für *Vespa crabro* L. ist es nach den bisherigen Befunden zunächst wahrscheinlich, daß gleiche Verhältnisse vorliegen.

Bei der untersuchten *Dolichovespula*-Art ergaben sich völlig abweichende Befunde. Die dort auch schon bei jüngsten Larven auftretenden festen Chitinbestandteile im Darm sind evtl. so zu erklären, daß die im speziellen Beispiel eingesammelten Tiere zunächst nur von der Königin als der Nestgründerin ernährt worden waren, da noch keine Arbeiterinnen vorhanden waren.

Für *Vespa germanica* F. ist festzuhalten, daß hinsichtlich der Stärke des Besatzes mit Chitin zwischen Arbeiterinnen- und Königinnenlarven kein Unterschied besteht. Für beide Fälle gilt das Urteil mittelstark bis stark. Es treten hier häufigere pflanzliche Zellbereiche im Darmlumen auf, von pflanzenfressenden Beutetieren herstammend, sodaß die stärker mit Chitin inkrustierte Nahrung zurücktritt. Bei den Chitinteilen der Beuteobjekte handelt es sich um Borstenfelder, Porenfelder, Tracheenbruchstücke, Gelenkstücke, Insektenhaare (*Apis mellifica* L.) und Corneateile. Es ergibt sich demnach einmal gegenüber den schon wiedergegebenen Befunden bei den anderen Arten kein Unterschied und zum andern zeigt sich, daß die Nahrung wiederum hauptsächlich aus Imaginalstadien bestand.

Der Darminhalt junger Königinnenlarven besteht nur aus hyalinem, granuliertem Nahrungsbrei. Erst mit zunehmendem Alter treten Chitinbruchstücke auf. Dieser Befund gleicht sich den schon beschriebenen Gegebenheiten an, so daß zunächst der bei *Dolichovespula* sp. als gesondert zu betrachten ist, mit der oben schon dargelegten Erklärungsmöglichkeit. Zur Frage der Spezialisierung hinsichtlich der Nahrung liegt bisher eine Reihe von Befunden vor, die eine klarere Beurteilung gestatten. Die in der eingangs erwähnten Veröffentlichung (HÜSING, l. c.) gemachten Angaben beziehen sich darauf, daß z.T. zahlreiche pflanzliche Zellgewebekomplexe im Darmlumen angetroffen wurden (*Vespa vulgaris* L.) (Abb. 4), während in einem anderen Falle (*Dolichovespula* sp.) nichts derartiges aufzufinden war, sondern die betr. Larven allein mit stärker inkrustierten Beutetieren ernährt waren und dementsprechend in ihrem Darm nur Chitinbruchstücke enthielten (Abb. 5).

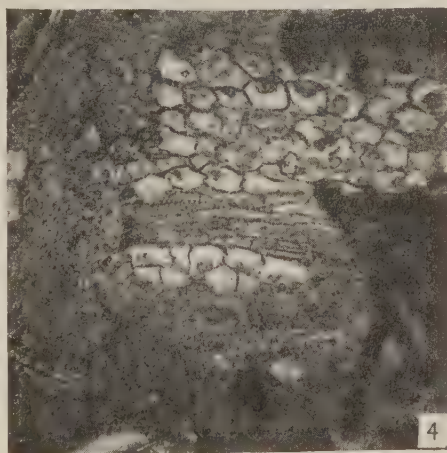


Abb. 4. — *Vespa vulgaris* L. Darminhalt einer adulten Arbeiterinnenlarve mit pflanzlichem Zellbereich. Okul. 6 \times , Obj. 24/0,42. Orig.

Gleichartige Unterschiede im Sinne einer Spezialisierung zeigen sich auch an dem jetzt vorliegenden Material. Es handelt sich jedoch nicht um eine artspezifische Spezialisierung. Diese kann sich u.U. noch, nach dem Beispiel der *Dolichovespula*-Art, an weiteren Objekten später ergeben.

Die postulierte Spezialisierung äußert sich nicht in einem entweder-oder,



Abb. 5. — *Dolichovespula* sp. Darminhalt einer jungen Arbeiterinnenlarve. Okul. 6 \times , Obj. 24/0,42, Orig.

sondern darin, daß eine Bevorzugung bestimmter Nahrungsquellen bemerkbar ist. Die Larven von *Vespa vulgaris* L. zeigten einmal, am Beispiel des Nests von 1953, starken Besatz von pflanzlichen Bestandteilen im Darm. 1954 traten nur ausnahmsweise solche Darmeinschlüsse auf. Die Larven des Nests von *Vespa germanica* F. (aus 1954) waren durchweg, abgesehen von sehr wenigen Ausnahmen, mit herbivoren Beutetieren ernährt. Ein jahreszeitlich bedingter Hinweis ist hier nicht gegeben, da die Larven von *Vespa vulgaris* L. (22. 8. erbeutet) zur gleichen Zeit aufgewachsen waren wie die von *Vespa germanica* F. (20. 8. 54).

Bei *Vespa crabro* L. hatten nur ausnahmsweise Arbeiterinnenlarven geringe pflanzliche Zellkomplexe in ihrem Darm, einmal eine junge und zum andern eine adulte Larve. Beide Tiere stammten aus einem am 8. 9. 54

gefundenen Nest. In diesem und auch einem am 16. 10. eingetragenen Nestbau enthielten die Larvendärme nur chitinine Bestandteile.

Es liegt demnach offensichtlich eine Spezialisierung bezüglich der Nahrung vor, die zunächst als individuell zu bezeichnen ist, und zwar in dem Sinne, daß bestimmte Völker der einzelnen Arten schwächer chitinisierte herbivore Beutetiere bevorzugen. Daß evtl. auch eine artspezifische Spezialisierung vorliegen könnte, ist nicht von der Hand zu weisen, wie die Untersuchungen von WASMANN (1923) über die Ernährung von Ameisenlarven gezeigt haben. Bei *Lasius* und *Tetramorium* erfolgt die Ernährung der Larven vornehmlich mit festen Beutestücken, bei *Formica* und *Polyergus* mit zerkauten Beuteklumpen. Durch neuere Untersuchungen sind diese Befunde allerdings in Zweifel gezogen.

Zusammenfassung.

1. Zur Beurteilung der Ernährung der Larven konnte Material von *Vespa crabro* L., *Vespa vulgaris* L., *Vespa germanica* F. und einer *Dolichovespula* Art herangezogen werden. Dieses Material stammt aus verschiedenen Jahren und auch z.T. aus verschiedenen Jahreszeiten.

2. Es konnte auf Grund der histologischen Unterlagen eine Differenzierung der Nahrung für die einzelnen Altersstadien der Larven und auch, bis zu einem gewissen Grade, für die verschiedenen Geschlechtstypen (zunächst Königinnen und Arbeiterinnen) festgestellt werden. Gleichzeitig waren Beobachtungen über Menge und Art der aufgenommenen Nahrung möglich.

3. Eine Spezialisierung hinsichtlich des Nahrungserwerbes ist darin gegeben, daß die Angehörigen mancher Nester bzw. Völker schwächer chitinierte herbivore Beutetiere bevorzugen. So ist es erklärlich, daß im Darm der Larven bestimmter Nester mehr oder weniger umfangreich pflanzliche Zellgewebekomplexe auftauchen.

4. Diese Spezialisierung ist zunächst nur als individuell zu bezeichnen. Daß eine artspezifische Spezialisierung vorliegen könnte, wird vermutet auf Grund der Befunde an *Dolichovespula* sp. und im Zusammenhang mit Beobachtungen an Ameisen (WASMANN, 1923).

Summary.

In every case earlier observations on the food of *Vespidæ* larvae have been based on insects brought in as prey by the female workers. As different types of substances serve as food for Imagines and Larvae, conclusions which have been drawn from this prey brought in by the workers cannot always be considered as binding.

From histological material the speaker concludes that the food of the larvae is not the same with all wasps. In the case of *Vespa vulgaris* the contents of the larva's intestine showed a varying quantity of vegetable tissue, coming from herbivorous prey-insects. With larvae of *Dolichovespula* sp. no such constituents were found. In this case it can only be a question of specialisation with regard to the acquisition of the prey-insects.

For *Vespa vulgaris* only a few vegetable cell constituents were identified in the larva of queens. The larva of workers contained no vegetable constituents in the intestine. The quantity of chitin remains in the intestine of the larvae was seen to increase in proportion with increasing age. With *Vespa germanica* vegetable cell-remains were established several times, and moreover remains of chitin. In the larvae of *Vespa crabro* no vegetable remains were observed. A diet predominantly of herbivorous prey-insects thus far has been established only in the case of larvae in one nest of *Vespa vulgaris*. In all other cases these types of prey-insects were not a constituent of the normal diet; traces of them were only identified in isolated cases.

More precise facts about the different stages of nourishment are contained in the paper (differentiation as to time and age of the larval diet). The results up to now can be considered preliminary.

Résumé.

Les observations antérieures concernant la nourriture des larves des *Vespidæ* s'appuyaient toujours sur l'étude des insectes capturés par les ouvrières. Mais, étant donné que des matières différentes servent de nourriture aux imagos et aux larves, on ne doit pas toujours considérer comme nécessaires les conclusions que l'on a tirées de l'étude de ces captures. En s'appuyant sur des données histologiques, le rapporteur a pu prouver que la nourriture des larves n'est pas identique chez toutes les Vespides. Le contenu intestinal de la *Vespa vulgaris* présente une quantité variable de tissu végétal provenant des insectes herbivores capturés. En revanche, on ne trouve pas d'éléments analogues chez les larves de la *Dolichovespula* sp. Il ne peut donc s'agir ici que d'une spécialisation dans la capture des animaux constituant la nourriture des larves.

Pour *Vespa vulgaris* on a trouvé des éléments végétaux cellulositiques chez une seule larve de reine et en petite quantité. L'intestin des ouvrières ne contenait aucun élément végétal. Avec le vieillissement on a constaté une augmentation de la masse des restes de chitine dans l'intestin des larves. Chez *Vespa germanica* des restes cellulositiques végétaux se trouvaient souvent mêlés à d'autres restes de chitine. Chez les larves de *Vespa crabro* on n'a observé aucun reste végétal. On n'a jusqu'alors déterminé de nette prédominance des animaux herbivores dans l'alimentation que chez les larves d'un nid de *Vespa vulgaris*. Dans tous les autres cas, ces captures d'animaux herbivores ne constituaient pas l'alimentation normale; leurs traces n'étaient, en effet, relevées qu'isolément. Le rapport apporte des détails plus précis sur les différents stades de l'alimentation (différenciation de la nourriture des larves dépendant du temps et de l'âge). Les résultats acquis jusqu'à maintenant ont un caractère purement indicatif.

LITERATUR.

1952. BRIAN (M. V.), BRIAN (A. D.). — The wasp, *Vespula sylvestris* Scopoli : feeding, foraging and colony development (*Transact. Royal Entom. Soc. London*, **103**, 1).
1939. DUNCAN (C. D.). — A Contribution to Biology of North American Vespine Wasps (*Stanford Univ. Publ., Univ. Ser. Biol. Sci.*, **8**, 1).
1954. HÜSING (J. O.). — Über die Larvennahrung einiger Vespiden (*Insecta, Hymenoptera*) (*Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat.*, **4** [2], 331) (Dort weitere Literatur).
1895. JANET (Ch.). — Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Neuvième note. Sur *Vespa crabro* L. Histoire d'un nid depuis son origine (*Mem. Soc. Zool. France*).
1843. KIRBY (W.), SPENCE (W.). — Introduction to Entomology. 6. Aufl.
1923. WASMANN (E.). — Die Larvenernährung der Ameisen (*Mem. Pont. Acc. Rom. Lincei*, **6**, 67).
-

A PRELIMINARY SURVEY OF COLONY DIVISION AND RELATED PROCESSES IN TWO SPECIES OF TERRESTRIAL ARMY ANTS ⁽¹⁾.

by

T. C. SCHNEIRLA

(American Museum of Natural History, New York).

INTRODUCTION

Although the general manner in which new colonies are founded is fairly well known for most ants (WHEELER, 1928; BODENHEIMER, 1937), the dorylines have been a notable exception. Certainly the prevalent pattern of mating flight and independent colony founding would seem to be ruled out in this subfamily, in which queens are apterous throughout life.

As it became increasingly clear that most or all established doryline colonies are monogynic, circumstances seemed to indicate a colony-formation process of a special kind in which supplementary queens must be somehow involved. WHEELER (1933) inferred on circumstantial grounds that the process could be one of a colony fission perhaps resembling swarming. This surmise appeared to find some vague support in WHEELER'S (1900) finding three queens in nodal worker clusters in the same nest of *Eciton* (*Acamatus* = *Neivamyrmex*) *schmitti* in Texas, and BRUCH'S (1934) report of a comparable situation with two queens in a nest of *Eciton* (*Acamatus* = *Neivamyrmex*) *hetchkoi ogloblini* in Argentina. There were other guesses, such as that of von IHERING (1912), that aswarming operation led by flying males might be involved. In the absence of direct evidence the problem has remained a mystery to the present decade. Previous clues were so sparse and misleading that it was possible for WHEELER (1921) to attend the scene of what must have been a definite colony division in *Eciton* (*Eciton*) *burchelli* and take specimens without any apparent suspicion of what was actually taking place.

My own investigation of the problem was delayed by the fact that at first I worked in the American tropics (SCHNEIRLA, 1938, 1944) only under rainy season conditions, which proved not to be the time when indigenous dorylines normally form new colonies. However, it is doubtful that any useful analysis of the phenomenon of colony founding in these ants could have been accomplished without a thoroughgoing preparatory investigation of the basic conditions of normal colony function. Prerequisite to the perspective of the colony-division process offered in this paper is a consideration of the principles of organization in the cyclic functions of *Eciton* species. We begin therefore with a statement of the main facts concerning these functions.

In this paper we are concerned with two species in the subgenus *Eciton* (*Eciton*), namely *hamatum* and *burchelli*, which may be termed "terrestrial" in that their predatory raids and emigrations are carried out mainly above the surface of the ground, where their nests are also typically established. In all of these activities, under predictable

(1) This paper represents a résumé of results which are to be reported more fully in a forthcoming monographic treatment of the subject.

reproductive conditions the colony remains a functional and physical unit through successive nomadic phases alternating with statary phases. On each day in a nomadic phase the colony carries out a large raid on expanding systems of chemical trails, over one main line of which it emigrates as a whole to a new nesting site in the evening. On the far-flung trail system developed from any temporary nest there normally prevails an excellent liaison between pillaging worker groups and the nest. Breaks in the trails are closed, effectively and usually very promptly. It is difficult to conceive of an Eciton colony ever dividing into functional units through the process of raiding and emigration alone, so long as all-worker broods are produced (SCHNEIRLA, 1938, 1944).

The conditions of colony division are grounded on, but never necessarily present through, the processes of the normal Eciton functional cycle. Colonies of terrestrial Eciton species pass through successive cycles in which nomadic phases of large daily raids and nightly emigrations alternate with statary phases, each with a long series of small daily raids and no emigration. In *E. hamatum* nomadic phases typically run about 16 days in length, statary phases 20 days; in *E. burchelli* the nomadic phases typically run between 12 and 15 days, statary phases 21 days. In these species, the alternating phases of the cycle ordinarily are conditioned by the developmental situation of the great all-worker broods (ca. 40,000 individuals in *E. hamatum*, 60,000 or more in *E. burchelli*), the eggs of which are laid by the single colony queen about midway in each statary phase.

The sketch in figure 1 will serve to illustrate the adult-brood stimulative relationships which are basic to the Eciton functional cycle. Analysis (SCHNEIRLA, 1938, 1944,

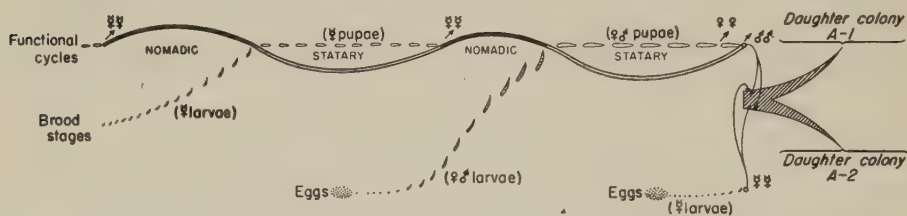


Fig. 1. — Schema of the functional cycle in *Eciton hamatum*, to represent the correlation of colony behavior and brood development in the nomad-statary cycle. In connection with the production of an all-worker brood (♀♀, — at left) and a sexual brood (♀♀, ♂♂, — at right) the normal phases of the cycle, both nomad and statary, are present in both cases. The principal differences are that 1) when male and queen larvae are present the nomadic phase is shorter than with all-worker larvae, and 2) eclosion of a sexual brood is followed by colony division. As represented at the right, both the male population of the sexual brood and the larvae of the new all-worker brood are divided between the two daughter colonies.

1949) has shown that in the presence of highly active broods capable of a major chemo-tactual stimulative effect, the worker population of a colony is brought into an excited condition in which daily raids are large and emigration occurs nightly. Thus, the emergence of a large new brood of callow workers sets the colony into a further nomadic phase after each statary phase; meanwhile, the appearance of a growing brood of larvae accounts for continuation of the nomadism. But when the larvae are mature and spin their cocoons, their stimulative effect on the population drops radically and a statary condition ensues. This condition persists until the advanced brood emerges as callow workers,—and so on.

Although through most of the year a new all-worker brood is produced about every 36 days in *E. hamatum* and every 33-35 days in *E. burchelli*, no fission then ever occurs. The great periodic worker increments normally are adequate only to offset population losses through raiding and other hazards. As a rule, no substantial population increase can be expected in any colony until the latter part of the rainy season, when nutritive and other conditions seem especially favorable. But as long as only all-worker broods

appear in successive reproductive cycles, no colony division is possible through any population increase alone.

The critical prerequisite for multiplication of *Eciton* colonies is the production of sexual broods. Under the bi-seasonal conditions which prevail in the tropical forests of Central America, such broods typically are produced in the first third of the dry season. Records suggest that the essential initiating factor lies in conditions associated with the impact (directly or indirectly) of dry weather upon the reproductive processes of the colony queen. Evidence supporting these statements has been presented from numerous seasons of investigation (SCHNEIRLA, 1948, 1949; SCHNEIRLA and BROWN, 1950, 1952). In hundreds of observed colonies, no instance of colony division has been witnessed except as a sequel to the appearance of a sexual brood.

Although sexual broods, like all-worker broods, develop from eggs laid about midway in a statary phase, they differ from the latter in certain very important particulars. First, it is probable that most of the eggs are unfertilized and that the greatest number of them fails to hatch. The emerged sexual brood contains only about 1,500 individuals in *E. hamatum* (compared with about 40,000 in an all-worker brood) and 3,000 in *E. burchelli* (compared with more than 60,000 in an all-worker brood). All members of a sexual brood are males except a very few young queens, usually, around six. No developing workers are present. Individuals in a sexual brood have a shorter and accelerated larval development as compared with those in an all-worker brood, although about the same in the length of the enclosed stages. Their total developmental time is about 40 days as compared with about 46 days for all-worker broods in *hamatum* and 42-44 in *burchelli*. During the development of a sexual brood the colony routine is typical, in that a nomadic phase runs its course during the latter and greater part of the larval stage, a statary phase during the enclosed (pre-pupal and pupal) stages (see figure 1).

SURVEY OF RESULTS

Although overt colony division does not occur until the sexual brood actually emerges, many circumstances indicate that the basis for this event is established in the dynamics of interrelationship between the colony and its developing brood. Evidence for these events in relation to the process of fission has been found in ten cases studied in detail. Three of these cases resulted in colony division; the remaining ones were abnormal in outcome through experimental changes in four and maladaptive natural conditions in the others.

The investigated normal cases of colony division were: '48 H-27, *E. hamatum* (SCHNEIRLA and BROWN, 1950), '52 B-I and '55 B-V, *E. burchelli*. The experimental cases were: '46 B-I, *E. burchelli* (SCHNEIRLA, 1949) '48 H-12 and H-19, *E. hamatum* (SCHNEIRLA and BROWN, 1950). The chief "natural miscarriages" were: '52 B-II and B-V, *E. burchelli*, and '52 H-J, *E. hamatum*.

For a concise presentation here, the evidence will be summarized in terms of the main stages conceptualized for colony division in the terrestrial *Eciton* species, and with reference to the species (*Eciton hamatum*) in which the phenomenon seems to occur the more simply. A more complete monographic treatment of the findings is in preparation.

1. *Stage of latent fission.*—In these Eciton species, the intra-colony processes prerequisite to an overt colony division center around factors introduced through the development of a sexual brood. Evidence has been presented (SCHNEIRLA and BROWN, 1950) which indicates that in very early stages this brood is subject to a great reduction in numbers as compared with an all-worker brood,—in fact, to about 8 per cent of the latter. Hence, from the start, development of the males and the few females is based upon a persistent overfeeding as compared with that of worker larvae, and very possibly also upon receiving a qualitatively specialized food (unhatched eggs of the same brood) initially in development. The sexual brood has a more accelerated rate of development than any all-worker brood, with a shorter larval stage in which a unique behavioral relationship arises with the adult worker population.

Evidently from early stages of larval development, an exceptional attractive effect is exerted by the sexual brood upon the workers, an effect progressive in scope and intensity in a magnitude greatly exceeding that of the all-worker brood although the latter contains nearly twenty times as many individuals. This difference is revealed in laboratory studies as well as in numerous intra-bivouac circumstances observed under natural conditions. In laboratory nests, sexual larvae attract workers more promptly and in greater numbers, and are more frequently licked and carried about than are worker larvae. In the forest the exceptional stimulative effect exerted by this brood is typified by the appearance of a pattern of intra-bivouac organization specific to the developmental period of sexual forms. As represented in figure 2, in contrast to an all-worker brood, which is arranged concentrically in the bivouac with the functional queen above and in the center, a sexual brood comes to occupy a unilateral position, opposite to the brood-free side in which is posted the functional queen with her worker nucleus (e.g., case '48 DH-3, SCHNEIRLA and BROWN, 1952). This state of affairs indicates a reactive condition which has appeared gradually among the workers, whereby a substantial portion of the worker population becomes selectively affiliated with the sexual brood as against the functional queen.

The extraordinary situation which the functional queen comes to occupy in her colony at this time is indicated by special tests. Normally, when an all-worker brood is present, a functional queen removed from her colony is reaccepted unequivocally when later presented to *any* of the workers. In contrast, such a queen if removed from her colony when a sexual brood is present receives a rather different kind of reception when she is returned. As one example, queen '48 H-19 (SCHNEIRLA and BROWN, 1952), removed from her colony when a sexual brood was present in the mature larval condition, upon her return ten hours later was segregated in tight worker clusters and eventually abandoned after two lengthy presentation tests. Under such conditions, functional queens are certain to be reaccepted without complication only by workers of the nucleus

previously affiliated with them; other workers are likely to react either ambivalently or negatively.

Although the colony remains a physical and functional unit through the entire period in which a sexual brood develops, the existence of a growing although latent fissional condition may be demonstrated. Such a

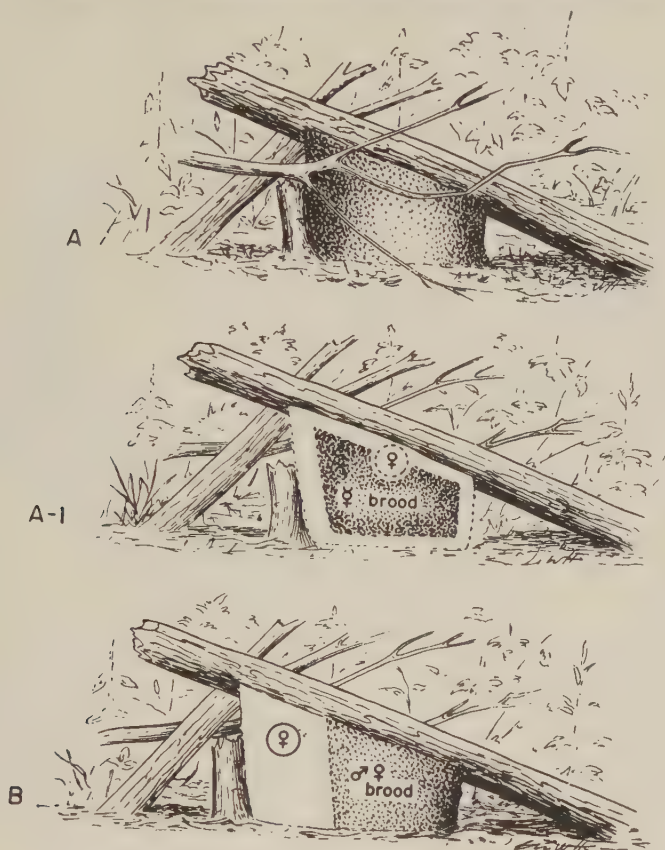


Fig. 2. — A : Cylindrical bivouac of *Eciton hamatum* in the nomadic phase when a brood of all-worker larvae is present. The cluster of ants then occupies an ecologically exposed position, hanging from some object to the ground. A : 1, schematization of above bivouac, to show typical position of the functional queen in the upper center, with the larvae of the all-worker brood distributed concentrically and symmetrically, the smallest castes located centrally, the largest peripherally. B: Schema to show the polarized internal arrangement of the bivouac when a developing sexual brood is present. The functional queen is then located at one side in a brood-free area, with the sexual brood concentrated asymmetrically on the opposite side.

condition is indicated not only by increasingly marked differential worker reactions to functional queen and to sexual brood, but also by signs of intramural friction, particularly at the border of the brood-free and the sexual-brood zones of the bivouac. The signs are especially clear in the statary phase, when friction between the two main sections of the population evidently leads to brood cannibalism by workers near the junction of

the bivouac zones, marked by the appearance of empty pupa cases in this locality.

The basic character of the latent fissional condition in the colony is presumably bipolar, due to the counter-attractive stimulative effects of the functional queen vis-à-vis the sexual brood as a whole. But there evidently also develops secondarily a certain differentiation of worker reactions to the females in the sexual brood, presumably based upon differentiated chemo-stimulative properties appearing among these young queens. There are indications that, at least from a time near larval maturity, some of the potential queens are more attractive to workers than are others. Such differences evidently give them an advantage in the selective competition essential to colony division. For example, in cases such as colonies '48 B-XVII and '48 H-12, removal of the first one or two mature queen larvae to become enclosed may have been a factor in the eventual failure of colony division. The inference is that under such conditions the next most effective among the remaining virgins may never acquire a potency equal to that of the removed leading members in eliciting affiliative worker responses essential to a complete fission of the colony.

Thus in connection with the development of a sexual brood there are indications that an incipient bilateral divisional tendency arises in the colony, based upon a counterattractive effect exerted by the sexual brood as against the functional queen with respect to the worker population. Furthermore, potentialities seem to exist for the emergence of differential reactions by workers to the young queens themselves, also essential for a division of the colony. Finally, the fact that the potential queens are precocious in development with respect to the males, and definitely more attractive to workers, is critical for processes leading to fission.

2. *Emergence of the young queens.*—Curiously enough, in many sexual broods in the two Eciton species investigated, we have never identified the presence at maturity of more than six virgin females. Uniformly, in both *E. hamatum* and *E. burchelli*, all or nearly all of these young queens emerge from their cocoons in advance of the first eclosions in a male population which usually numbers roughly 1,500 in *hamatum* and 3,000 in *burchelli*.

Although the process of division in the two species is fundamentally the same, in *E. hamatum* it is simpler and less variable than in *burchelli*. For clarity, therefore, our subsequent discussion will refer mainly to results for the former.

The first of the young queens emerges about three days earlier than any of the males, a fact admitting two adaptive consequences: *first*, a differential habituation of workers to the various callow females may develop more effectively; *second*, a supplementary maturation of the virgin queens may progress through an overfeeding of some of them by workers. The first of these gains serves to augment a selective process among the queens, already introduced through the conditions of earlier development. The second gain serves not only to prepare the callow queens to meet the

physical and physiological demands of colony division, but also for the necessity that the one or two of them able to survive as post-divisional colony queens be capable of delivering their first great broods within about thirty days after their eclosion.

In the queen-selection process, the first one or two virgins to emerge normally have the advantage over the others as to worker affiliations favoring survival in daughter colonies. That the earliest ones to emerge have a previously accrued advantage in this respect is indicated clearly

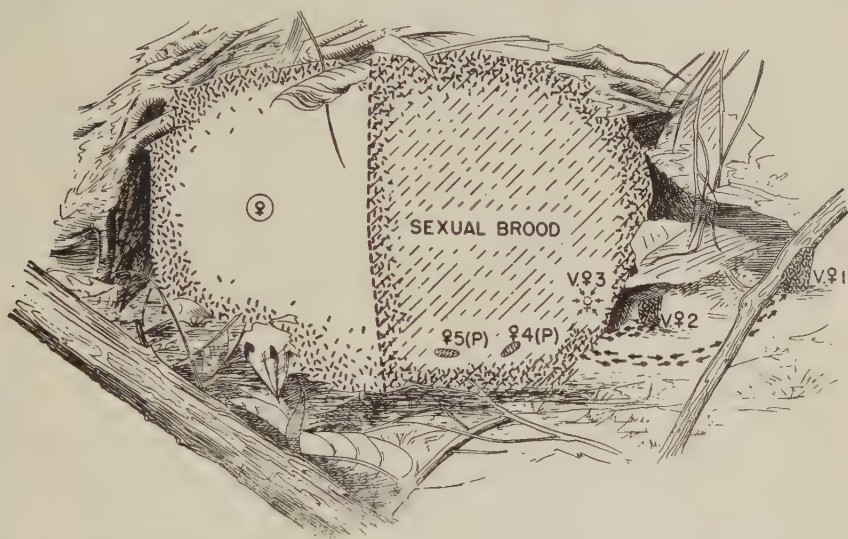


Fig. 3. — Schematized approximation of conditions in the bivouac of an *Eciton hamatum* colony possessing a sexual brood, at the time when the young queens are emerging from their cocoons. V♀1, the first virgin to emerge, is located within a hand-sized cluster of workers about 50 cm to the right of the bivouac; V♀2, the second to emerge, in a smaller cluster nearer the bivouac. Each of these clusters is connected with the bivouac by a two-way column of ants in which booty-carriers are common.—V♀3, still more recently emerged, is confined within a knot of workers in the bivouac wall; ♀4 and ♀5, mature queen pupae, are still enclosed within cocoons held by workers near the base of the bivouac. (Cf. fig. 2.)

by the failure of division in colony '48 H-12 following the experimental removal of the first two virgins to appear from their cocoons. Other evidence indicates that a gradient in attractiveness to workers exists among the members of the small queen series, such that the first of the virgin queens to emerge is most readily accepted in the colony, the last to emerge least readily accepted of the series. This is the main basis on which the outcome of the competition among queens in colony fission may be predicted.

In a normal colony division, the first queens to emerge have entourages of workers numbering at the start into the hundreds or even few thousands, which converge upon and follow closely after them respectively somewhat as with a functional queen. Within a few hours after she has been removed from her cocoon the first of the young queens succeeds in moving away

from the base of the bivouac, surrounded and followed by a thick crowd of worker affiliates, to a place usually within a meter of the bivouac. Here a small cluster, at first hand-sized but somewhat larger in the course of time, forms around the virgin. Such a cluster is represented by V ♀ 1 in figure 3. Without much question, the departure of the initially eclosed virgin (and later, of the one or two next in the series) from the specific confines of the main bivouac results from the disturbed reactions of non-affiliated workers to this queen and to her nucleus. The following of workers closely after her, and the clustering about her where she settles down outside the bivouac, may be taken as the positive reactions of individuals habituated to her stimulative properties. The reactions of such affiliates to a leading virgin queen is one of unmodified acceptance similar to that normally given a functional queen, and is distinctly different from the disturbed worker response observed with increasing frequency to later virgins in the series.

The second virgin queen, when she appears within a few hours after the eclosion of the first, receives a treatment resembling that given her older sister by the workers, although usually (as represented in figure 3) her cluster is smaller and remains closer to the main bivouac than that of the first. Once they are set up, such virgin-queen clusters in time increase their distance from the main bivouac, but only gradually and not more than a few decimeters beyond the first advance, as a rule. In the few days to come before the colony actually divides, these clusters about the initial virgins hold their relative places close to the main bivouac, usually not enlarging to any great extent. After their first limited exodus from the main bivouac, the leading virgins remain within their respective masses of affiliated workers until the time of overt colony fission. In these clusters the young queens no doubt are stroked, licked, and fed by the workers, much as is the functional queen normally. Energetic reactions of these types by workers to the leading virgins are observed in the laboratory. The occurrence under natural conditions of what is probably a very persistent feeding is indicated by the regular outward passage of booty-laden workers in the two-way columns which always connect the clusters of the leading callow virgins with the main bivouac.

Virgins emerging later in the series receive a different treatment from workers; less and less an acceptance reaction, more and more like the typical worker response to strange queens. Thus, worker behavior not only indicates that these later-emerging queens are less attractive, but also that their stimulative effect actually is disturbing, and increasingly so with lateness in the order of emergence. Usually the later-emerging virgins are confined within the bivouac wall, hemmed in by workers and stirring more or less incessantly within the small group that surrounds each of them persistently. Only infrequently do these callows escape from the bivouac until the actual day of fission. In colony '48 H-27, one of the later virgins (the third or fourth in the series) managed to leave the

bivouac within a few hours after her removal from the cocoon, but her treatment by workers remained much the same as before. Thereafter, during three days before the colony divided, she was confined within the open center of a flat ring of crowding, centrally oriented workers located about 35 cm from the bivouac wall, shifting and oscillating nearly incessantly although held to the spot. I have termed this essentially negative reaction of workers to an incompletely accepted or non-accepted queen, crowding her in and inhibiting her locomotion, the "sealing-off reaction." It is a characteristic worker response of critical importance for the final stages in colony division.

The sealing-off reaction is given by workers to particular virgin queens from times shortly after eclosion, is persistent and is usually elicited with renewed vigor each time the queen chances to break away from the closely crowding workers. This response evidently is based upon individual physiological properties underlying differences in the initial stimulative effects of the various virgins, but also seems to be influenced through worker habituation to the chemo-stimulative properties of one as against other queens. Thus the advantage possessed by a first-emerging virgin for a dominating position in the hierarchy, and consequently the better chance of getting into a daughter colony as accepted queen, evidently is not reversed as a rule. Such a reversal, unusual as it is, may arise when some shortcoming of a previously dominant queen opposes further worker affiliation, or perhaps when chance variations in the general situation favor one of the secondary queens. Reversal of an apparently stable dominance order among the virgin queens has been observed on rare occasions in the later stages of colony division.

The described events would appear to signify the existence of a selective process favoring the most attractive of the virgins and the one best equipped for a continued worker acceptance. This process seems to be highly essential to Eciton colony division. It is actually a competitive struggle although normally the virgin females (and the functional queen) never meet one another directly but are effectively separated by masses of workers. Direct combat is observed only when these queens are placed together experimentally, or on chance encounters after some have been finally abandoned with the fission a fait accompli. Yet although the normal selective "struggle" among queens is indirect, it is always effective in reducing the number of surviving virgins to *one*, or to *two* in case the functional queen is superseded.

The period of a few days preceding appearance of the males therefore is one in which the young queens normally become consolidated in very different relations of acceptance or rejection with the worker population. The successful ones increase the respective extents of their acceptance and evidently undergo a supplementary maturation accelerated by feeding; others are deprived of these advantages so that their eventual downfall becomes increasingly probable. The result is that, with emergence of the males as the next major turn in events, a distinctive pattern of internal

relationships exists through which the colony reacts very differently than would be possible in the presence of an emerging all-worker brood.

3. *Eclosion of the males.* — A fundamental fact in the regular Eciton pattern is that the emergence of a new worker brood from cocoons, through a massive and direct chemo-tactical stimulative effect, energizes a previously sessile ("statory") worker population so effectively that a raid of major

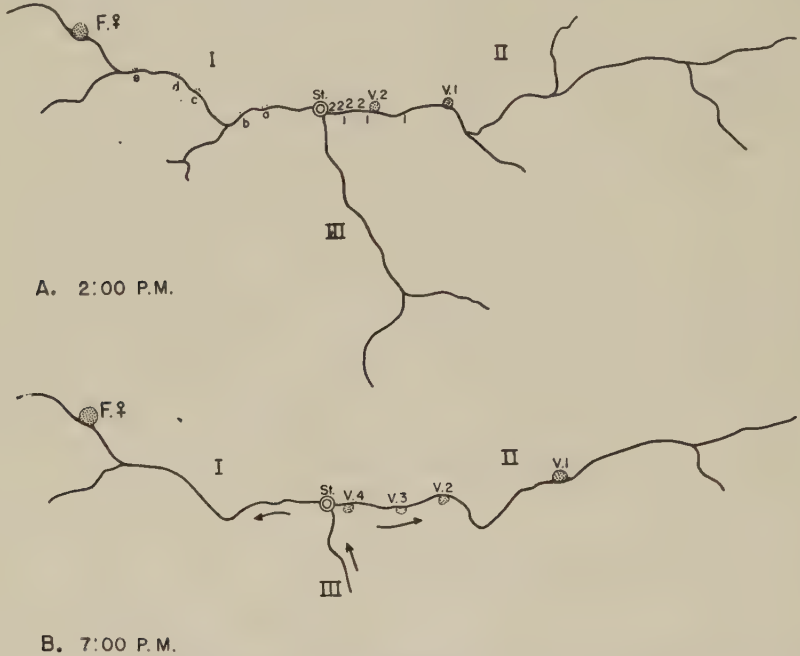


Fig. 4. — Schemata of the principal raiding systems (I, II, and III) of an *Eciton hamatum* colony on the day of actual division. A, After seven hours of raiding, the queen-exodus stage is well under way with principal trail I the functional-queenline and II the virgin-queenline. *a. . . e.*, situations in which worker clusters have formed as the functional queen moved outward during the morning; F. ♀ indicates her present position in a growing cluster. 1...1 indicates successive principal stoppages and worker clustering points incident to the outward passage of virgin queen 1, V. 1 her present position in a worker cluster; 2...2 indicates principal stoppages of virgin queen 2, and V. 2 her present location in a worker cluster. B, At the close of the queen-exodus stage in early evening, the functional queen is firmly established in a large cluster at the retained afternoon position, F. ♀; the first virgin queen is well established in a growing cluster at V. 1. V. 2, V. 3 and V. 4 indicate positions at which sealing-off clusters confine other virgins as the emigration of the worker population proceeds divergently. St., statory bivouac site.

proportions develops, ending in an emigration. Similarly, a colony with a sexual brood remains in its statory bivouac while this brood is enclosed, but on emergence of the males from cocoons the community raids maximally and carries out an emigration. The difference is that the stimulative effect of a newly emerged brood of males is appreciably greater than the effect of a callow worker brood, so that on the day of completed eclosion of the males the raiding exceeds greatly in vigor and magnitude

that possible with an emerging all-worker brood. This fact insures the development of multiple raiding systems in which there arise two or more main trails from the bivouac (see figure 4), in contrast to the single-system raids of the preceding statary phase. The existence of columns on divergent routes from the bivouac is essential for the occurrence of a colony division.

Normally, then, the high level of worker excitement incident to the eclosion of a sexual brood favors an eventual divergent emigration in contrast to the single-track emigration carried out when a worker brood emerges. The importance of this fact is emphasized when the sexual brood is abnormally small or otherwise deficient in the basis for its stimulative effect on the worker population. Thus is colonies '52 H-J and '52 B-II, the male brood was unusually small and evidently afforded insufficient excitatory effects to support a vigorous multidirectional raid; consequently, in both cases the ensuing emigration was unilateral and no colony division occurred.

Ordinarily colony excitement rises to a high peak as the male brood emerges, and the great raid at the climax of this event (the completion of eclosion in *E. hamatum*, of its major part in *E. burchelli*) introduces a division of the colony as its sequel.

4. *The overt division: Stage I, exodus of the queens.*—The raids of the terrestrial Ecitons usually begin at daybreak, develop through the day, and in the nomadic phase terminate in emigration during the night. The simplest examples of colony division, including most of those in *E. hamatum* and many in *E. burchelli*, involve a completion of the main process of overt fission on a single day, in accordance with this pattern. From daybreak the workers build up expanding raiding systems, usually on three trail systems diverging from the bivouac, and subsequently the colony splits into daughter sections on two of the divergent routes. (The two principal stages are represented in figure 4.) Although in both species there are likely to be two or more frequently three divergent chemical trails in use on the critical day, in my experience colonies never divide into more than two daughter sections.

For the answer we must consider the behavior of a dividing colony in the light of intra-bivouac conditions prevalent before emergence of the males from cocoons. These conditions, as we have seen, represent a situation of "latent fission." That is, an Eciton colony in these circumstances may be considered a community behaviorally divided along bipolar lines, with one nuclear portion of its worker population affiliated with the functional queen, a second with the sexual brood. Workers most fixedly affiliated with the two respective nuclei become more or less disturbed when intermixed in laboratory tests, but ordinarily these "hostile" segments are separated by a major part of the worker population in which a more or less ambivalent responsiveness prevails.

The simplest description of an Eciton colony division would be to say

that when the day of very intensive raiding has begun, the two opposed nuclei of the colony move away on divergent trails. Although the described intramural conditions seem to be responsible for holding the division to bilateral terms, the actual process is more involved than the above statement would suggest.

The primary example of colony division is that in which the "old queen" becomes the functional queen of one daughter colony, a virgin the functional queen of the second. Instances in which the previous functional queen is superseded and virgins become established as functional queens in both daughter colonies are less frequent, and may be considered secondary or modified forms of the main pattern.

Colony division actually occurs in two stages, the first, exodus of the queens, the second, movement of the broods. These stages are represented in figure 4. The first stage usually begins towards mid-morning, at any time after the peak raid is well under way. The events beginning this stage depend upon the degree of excitement within the bivouac, which may be brought to the necessary level through the excitatory effect of the first great wave of returning booty-carriers. In the case of colony '48 H-27, comparable to that represented in figure 4, the functional queen and her entourage appeared on the eastern raiding trail of the colony before midday, the movement of virgin queens began on the west line early in the afternoon. The exceptional height of colony excitement and the extent to which the normal internal bivouac equilibrium is disrupted at this time are indicated by the early appearance of the functional queen from the bivouac. This contrasts sharply with the fact that when an all-worker brood is present her appearance is delayed until the evening or night.

The exodus of the functional queen under this unusual condition resembles her passage in the ordinary nighttime emigration at least to the extent that when under way she runs near the head of a wedge-shaped group of excited workers. The main difference is that here, with raiding in progress and traffic bidirectional and variable, many interruptions inevitably arise. The result is that the queen's forward progress is arrested at irregular intervals, with her enclosure each time within a cluster of workers quickly assembled mainly from her entourage. At first such clusters form frequently and each persists for a considerable time before the queen reappears. Outward progress is therefore likely to be very slow, and typically some hours must pass before a terminus is reached where a growing cluster is stabilized about this queen. This point (F. ♀, figure 4) is likely to be no more than about thirty meters from the bivouac, at a distance much shorter than the average of normal emigrations. But this is scarcely a normal emigration.

It is clear that the described interruptions are not altogether due to mere traffic impedance, but also represent disturbance reactions to the queen among workers. With supersedure such reactions are frequent and intense, either preventing the old queen from moving very far from

the statary bivouac on the raiding line of her side, or sealing her off somewhere along this trail. In the case of colony '52 B-I, *E. burchelli*, the superseded functional queen was sealed off at an early juncture only a few meters from the origin point, on one side of the large tree beneath which the colony had its statary bivouac. But, normally, such reactions to the functional queen appear much less frequently than "acceptance" reactions, so long as she remains on the raiding trail adjacent to her "pole" (the former brood-free side) of the bivouac. This is the line on which reactions typical to the functional queen's nucleus are predominant, as is indicated by the prompt way in which any virgin happening to enter this line meets with vigorous sealing-off reactions effectively blocking outward progress. The entrance and passage of virgins on what we may call the "functional-queen line" becomes possible only with worker reactions characteristics of supersedure.

Somewhat as the functional queen and her nucleus may come to dominate the raiding trail adjacent to her pole of the bivouac, in the course of time one of the other principal trails becomes the line of the virgins (see figure 4). The young queen first on this trail is likely to be the previous "leading virgin", the earliest to emerge from her cocoon and the best consolidated in a worker nucleus prior to emigration. On the trail this queen is accompanied by an entourage probably consisting mainly of workers from her previously affiliated group. But disturbance reactions of workers on this side are more frequent than in the case of the functional queen, so that outward progress of the leading virgin is much slower and more subject to stoppage clusters. But, as the day wears on, the progress of the young queen outward on this line is progressively less disrupted by negative worker reactions, and stoppages decrease in frequency. I am inclined to think that this change is due not merely to an increase in the entourage of the leading virgin, but also to a reversal in worker reactions possibly attributable in part to habituation to her stimulative properties, possibly also to the excitatory effects of a worker secretion released when sufficient numbers have adapted to the aura of this queen. A striking behavioral change, occurring within a few minutes when the leading virgin is gathering headway after a stoppage, has been witnessed more than once in the late stages of the queen exodus. Signs of intense excitement then sweep rapidly through accelerating numbers of workers running thickly in column after the young queen. Through such processes, the leading virgin at length becomes well established within a growing terminal cluster of workers on the virgin-queen line.

Now we may consider the question why, although more than two divergent trails ordinarily are open to traffic from the bivouac and in active use by raiders, seldom are more than two of these lines involved in the exodus of the queens. The typical state of affairs is represented in figure 4. In ten cases observed in detail, only in the one instance of colony '46 B-I (SCHNEIRLA, 1949) was a *third* principal trail utilized to an appreciable extent by any queen.—In this instance the third main trail

was entered by a secondary virgin to a point about 12 m from the statary bivouac; here a cluster formed that remained for some hours but then disappeared unobserved.—The fact seems to be that the leading virgin and her entourage tend to enter the trail most accessible to traffic from their starting place near the sexual-brood pole of the bivouac. Their entrance to this line may also be favored chemo-stimulatively, through a predominant use of this trail by workers from this queen nucleus participating in the earlier stages of raiding. It is likely that the secondary virgins and their worker groups, normally excluded from the old-queen line by worker reactions, enter the leading-virgin's line selectively much as did the leading virgin herself. Very possibly the chemo-stimulative properties of this trail attractive to workers have been strengthened meanwhile, through use by the leading virgin and her entourage. Still other factors may contribute to avoidance of the third main trail even when this line is physically very accessible to the queens and their worker groups. This line may not simply be avoided as insufficiently attractive, but actively shut off from the use of these queens through negative worker reactions, somewhat as these queens are excluded from the old-queen line.

Processes affecting termination of the queen-exodus stage may now be considered. Once a sufficiently large cluster has formed about the functional queen at an outlying point on one raiding trail and she rests centrally within it, presumably her pervasive odorous properties stabilize this cluster as it grows. Such effects are evidently weaker in the case of the leading virgin queen, whose end-cluster appears only after a slower and more variable exodus from the statary site. There are numerous indications that the virgin queen's cluster is less stable than that of the functional queen; for example, the former is more easily disrupted through small interferences to the point of resorption in the main colony. But once established, this terminal cluster ordinarily is maintained, and in its further growth, may even account indirectly for increasing obstruction to the outward progress of other virgins.

It is well to bear in mind that the processes of the queen-exodus stage of colony division cannot be independent of one another. As the leading virgin gradually makes her way outward from the bivouac, others appear in succession on the same line but seem to have greater difficulty than the first young queen. For the second, the third and others, not only are affiliated worker groups smaller and less gregarious, but worker reactions of disturbance are more prominent, and in time increase in frequency and intensity. Thus sealing-off reactions to the secondary virgins become more common and more persistent, especially at greater distances from the statary site. As a result, not only are these virgins subject to an increasingly strong barrier to their outward passage, but to a force which more and more effectively presses them back toward the source. The procedures of this stage seem to be interrelated although spatially separated, in that as the leading virgin becomes better established

terminally, her increasing dominance is paralleled by stronger opposition to the others. This is the common state of affairs ending the queen-exodus stage.

But signs of instability within the terminal cluster, indicating a deficient consolidation of the leading virgin, are likely to be followed before long by evidences of change in the situation of some of the secondary virgins. In these circumstances, if a less advanced virgin is able to oppose worker restraint vigorously and persistently, as in burrowing her way from successive sealing-off clusters, such restraint may in time become reversed into acceptance. This happened in the case of colony '52 B-V, in which, after more than three hours of variable struggling with workers in numerous sealing-off episodes near the bivouac, one of the secondary virgins moved off strongly to the terminal cluster. This cluster, established for some time at 25 m about the leading virgin, had shown signs of increasing instability in the meantime. Evidently the disequilibrium of this cluster increased with the entrance of the second virgin and the large following of excited workers which had formed after her along the trail. This mass eventually was resorbed into the other terminus cluster, and the colony failed to divide. In colony '55 B-IV a similar beginning may have turned out differently, with the second virgin to enter the terminal cluster able to displace her previously dominant rival. In any case, the division process here continued to a completion. Study of exceptional cases helps to clarify the usual pattern of an accomplished colony division.

Underlying the events of the queen-exodus stage, complex processes may be inferred centering around individually distinctive and changing chemo-stimulative effects exerted by the various queens upon workers. Normally, the superior strength and scope of the functional queen's effect is indicated by the exclusion of virgins from her line. The superior potency of her aura is suggested by the longer persistence of a cluster from which this queen has been removed, as compared with a more prompt dissipation of workers from a cluster vacated by a leading virgin. Both qualitative and quantitative differences between the old queen and virgin queens in their olfactory effects are suggested by such results, consistent with the assumption of a bipolar colony organization emerging with development of the sexual brood. The virgins evidently all differ more from the functional queen in this respect than they do from one another, but there are indications that differences in odor-properties also exist among them. The facts can be accounted for only by assuming both qualitative and quantitative differences in their odor-patterns, with the last emerging virgin least attractive and most disturbing to workers. As indicated above, these individual differences hold more or less firmly throughout the queen-exodus stage, and are only rarely reversed. Rather, they seem to be strengthened in time, for, as we have seen, the consolidation of the leading virgin brings with it more vigorous sealing-off reactions to other virgins on the line.

The queen-exodus stage of colony division in *E. hamatum* is typically

closed in late afternoon or early evening on the critical day. After the dominant virgin is well established in a settled terminal cluster, others are so effectively sealed off from outgoing traffic that they are gradually pressed back toward the statary bivouac site. Next morning, with the emigration completed and with the two new daughter colonies in well-separated clusters, the supplementary virgins usually are found at or near the abandoned bivouac site. At this time, with only a thin column connecting the new colony home sites, workers drift away from and finally abandon these virgins. In this situation, passing workers are virtually unresponsive to these females. But if one of the excluded young queens is set down near either of the two new bivouacs, vigorous and persistent sealing-off reactions are given promptly. In the usual case, the processes of the queen-exodus stage thus serve not only to consolidate but also to sharpen a previously developed stimulative hierarchy among the callow virgins.

4. *The overt division: Stage 2, generalized period of emigration.*—The second stage of colony division, from our present analysis, is the terminal stage,—a main divergent emigration in which the broods are moved. A striking fact is that in both of the investigated species, both the males of the sexual brood and the worker larvae of the new brood are finally divided nearly equally between the two daughter colonies. This could not occur unless the differentiations of the queen-exodus stage, based upon a bipolar organization in the statary bivouac, were succeeded by a generalized, non-discriminative behavioral situation.

In terrestrial Eciton species, emigration develops from a raid, usually starts definitely in late afternoon and is completed with transportation of the brood during the night (Schneirla, 1938). In most cases of colony division, the queen-exodus stage is completed by nightfall, by which time a clearly divergent movement of the worker population is under way. Although booty carriers then are numerous in both of the divergent columns, no brood is yet seen. The young larval worker brood is seldom transported until the evacuation is well advanced. The males, held within the bivouac in the daytime by light, do not appear until some time after nightfall, although most of them (and in *hamatum*, all of them) have eclosed by early evening. In the evening, males first appear infrequently, then closer together, and finally their little entourages of workers are nearly continuous.

At this stage in the emigration there seems dominant an ambivalent worker response to the male section of the sexual brood. Males are admitted freely to either of the diverging columns from the time of their first appearance from the bivouac. As they start out, chance circumstances of position and traffic seem to govern which line is taken. But a male picked up after having run nearly all of the way to one of the daughter bivouacs may be "balled" or even attacked by workers when set down alone near the other daughter bivouac. The divergent chemical

trails followed by the columns thus seem to have somewhat different odorous properties, which can be acquired by males (as well as by workers) as they travel over some 20 or 30 meters of either trail. But at the origin, workers and males alike evidently move into one or the other of the two available routes almost as a matter of chance. The broods, both males and the larval worker brood later carried in packets by workers, seem to be divided between the daughter colonies in a comparably random manner.

Figure 4, *B*, represents traffic conditions in the second or generalized stage of colony division. Traffic on the third principal raiding system (III, figure 4) is steadily inward after sundown, evacuating the trail system after raiding ceases. As this steady column reaches the statary bivouac site, it divides seemingly impartially into the two divergent lines, as governed by traffic and other incidental conditions. In this respect, both unladen and laden ants in the returning column appear to behave as a matter of chance. When this traffic has ended, the evacuated trail is abandoned without attracting any of the emigrating ants.

After the main divergent emigration has been completed at some time during the night, the daughter colonies remain connected by a thin, bidirectional column over the intervening trails (e.g., I-II in figure 4) passing through the deserted statary bivouac site. Normally, with the supplementary queens abandoned, this column disappears late on the following day. The division then appears to be complete; but in processes underlying the general behavioral situation it is still incomplete, as study of special cases shows. For some days thereafter, conditions in the daughter colonies (and especially that of the young queen) remain somewhat unstable as concerns general acceptance of the queen, and artificial intrusions into the bivouac may result in a reunion of the two sections. Apparent insufficiency in queenly properties promoting a stable colony organization may lead to the same outcome. In colony '48 H-12, from which one mature queen larva and later the leading two virgins were removed experimentally, although a normal division process began, within two days the daughter section of the young queen retreated into the other section over connecting lines. Comparable results have been noted in colony '52 B-V and other cases. When either of the daughter colonies cannot maintain its integrity and sustain independent raiding and emigration, fusion results whether or not supersedure of the original functional queen has occurred. Results of this kind indicate that the process of colony division in these dorylines is highly selective in nature.

Summary and concluding remarks

In the two investigated species of terrestrial Ecitons, colony division cannot arise except as a sequel to the production of a sexual brood. Processes essential to the formation of functional daughter colonies can occur only through conditions incidental to the development of such a brood, but never with an all-worker brood.

From a time early in its larval stage of development, the sexual brood as a unit

exerts an intense attractive stimulative effect upon members of the worker population. More highly excitatory and specific than that of an all-worker brood, this stimulative attraction engages the fixed affiliation of a worker segment with the sexual brood as against the functional queen.

Through these principal counterattractive affects, a bipolar organization arises in the colony which may be considered an incipient condition of fission. Although latent until the sexual brood is mature, this condition becomes increasingly dominant in colony behavior and is basic to the eventual overt division of the colony into daughter sections. The bilateral character of this organizational pattern accounts for the final emergence of just *two* daughter sections.

The actual division is set off by emergence of the sexual brood from cocoons. Eclosion of the young females precedes that of the males, affording a period in which supplementary maturation occurs and critical behavioral relations with workers can progress. These processes, significant for queen selection, consolidate the young queens in respectively different situations in the colony. These reflect the existence of a dominance hierarchy in the virgin-queen series, ranging from the status of a most attractive or "leading virgin" to that of a least attractive, most disturbing one. These relations, evidently grounded in physiological differences among the virgins critical for their stimulative effects upon workers, are basic to the processes of overt division and are seldom reversed. The entire process of this stage involves an indirect competition of the young queens which is intensively selective.

The actual division is a bilateral process of emigration which occurs in connection with a multidirectional raid of the colony stimulated by the mass eclosion of males. In the first stage, that of queen exodus, the functional queen with her worker nucleus first works her way outward on one principal trail; presently the leading virgin sets out on another. This process is canalized by a preexistent bipolar organization of the statary bivouac. By virtue of chemo-stimulative processes, virgins are normally excluded from the functional-queen line, secondary virgins are sealed off and finally abandoned.

In the second and last stage of colony division, the principal portion of the worker population together with the males moves away divergently into the daughter sections, with the larval worker brood transported by workers. Because this stage of the emigration is generalized and apparently governed by chance as to which direction is taken by any individual, division of workers and broods is nearly equal between the daughter colonies.

The usual colony fission produces two daughter colonies, the previous functional queen established in one, a leading callow virgin in the other. Superseding of the functional queen is less frequent and evidently may be considered a secondary modification of the standard pattern of colony division.

Although no Eciton colony can divide in the absence of a sexual brood, the presence of such a brood does not insure the occurrence of a completed fission. In two cases, one in each of the investigated species, inadequacies in the sexual brood evidently accounted for the failure of a division. Colony '52 B-II, although a moderately large colony, produced a sexual brood which at maturity had only about 40 per cent of the normal number of males. On the day of principal emergence of the males, the colony developed only one moderately large swarm raid and a second small one, so that only one line of exodus was used in the evening emigration. The functional queen was superseded and the colony moved away as a unit. The case of colony '52 H-J was similar in circumstances and outcome. In these cases it is probable that a small male population afforded an excitatory effect too low to arouse and sustain a raid capable of ending in a divergent emigration. Other and more obscure abnormalities may also contribute to the failure of colony division despite the presence of a sexual brood.

In these two species of Eciton, the colony-division process clearly involves specific factors which strongly restrict it to a bilateral pattern. Without these, the pattern might have evolved differently. If a three-way division were to occur in a colony of the usual size, it is probable that the daughter colonies might often fail to survive. For

regular nomadic function, a great stimulative effect from a large active brood is essential. But in a young post-divisional colony, the male excitatory effect decreases rapidly after the initial emigration, with the additional source of colony excitation unusually low because the larval worker brood is diminutive in individual size and exceptionally small in numbers. Consequently nomadic function is deficient in the first days, with emigrations irregular in frequency. Normally, however, a recovery occurs with further development of the larval brood. But multilateral colony division would allocate even smaller brood segments to the daughter units, with extinction a common hazard.

Résumé.

On peut observer la formation de nouvelles colonies des espèces terrestres d'*Eciton* et vraisemblablement de toutes les Dorylines par division. Les différents phénomènes qui conduisent à la division de la colonie ne se produisent que lors de l'élevage d'une couvée d'animaux sexués. Jusqu'à la maturité des animaux sexués, la population continue à se comporter comme une unité. C'est au moment de leur métamorphose que se réalise la séparation.

Pourtant, lorsque les animaux sexués sont encore au stade de larves, on peut déjà remarquer des signes avant-coureurs d'une division. Une bipolarité des ouvriers apparaît, d'une part, à l'égard des animaux sexués; d'autre part, à l'égard de la reine fonctionnelle. Cela a aussi comme conséquence le fait qu'une colonie d'*Eciton* ne se divise normalement qu'en deux colonies filles.

La véritable séparation a lieu lors de la première migration au cours d'un phénomène de nomadisme normal. Il se forme une hiérarchie parmi les jeunes reines (sans copulation) qui repose sur la différence de leur force d'attraction sur les ouvriers, celle-ci correspondant en général à l'ordre qui s'est établi pendant leur développement.

Le phénomène de la division en colonies n'est pas chez les *Eciton burchelli* aussi simple que chez les *E. hamatum*; c'est pourquoi nous étudions de plus près cette dernière espèce. Le phénomène de la division se produit en un jour et une nuit, c'est-à-dire qu'il commence lors d'une quête de butin qui a lieu dans la journée et se poursuit lors de la migration dans la soirée et la nuit consécutives. La métamorphose des mâles de la couvée entraîne une augmentation de l'excitabilité des ouvriers qui contribue à la réalisation de la division latente de la colonie.

La première phase de la division, marquée par l'émigration des jeunes reines, est simultanée avec les préparatifs de l'opération de rapine et dure plusieurs heures. La deuxième phase, que caractérisent le départ massif d'une partie de la colonie et la répartition des ouvriers et des mâles aussi bien que du couvain entre la colonie mère et la colonie fille, commence après le crépuscule. Au cours de cette évolution, une des jeunes reines finit par s'imposer aux dépens des autres à la partie de la colonie dominée à l'origine par le couvain des animaux sexués. Les jeunes femelles en excédent, et dans le rare cas de survie de la vieille reine, sont repoussées par l'une et l'autre des branches filles en formation et, dans la mesure du possible, elles sont abandonnées sur les lieux de l'ancien camp.

Le jour suivant, les rapports entre les colonies filles s'affaiblissent et elles commencent toutes les deux leurs rapines pour leur propre compte. Ce processus de division de la colonie semble ne se produire que chez les Dorylines. En bien des points, il présente des ressemblances avec le phénomène de l'essaimage chez les Abeilles sociales, et aussi bien des différences.

Zusammenfassung.

Neue Kolonien terrestrischer *Eciton*-Arten und wahrscheinlich aller Dorylinen entstehen durch Teilungsvorgänge. Die zur Kolonieaufspaltung führenden Vorgänge

entstehen nur bei der Aufzucht von Geschlechtstierbruten. Bis zur Reife der Geschlechtstierbruten funktioniert das Volk als Einheit. Erst bei deren Schlüpfen geht die Aufspaltung vor sich.

Jedoch sind Anzeichen einer latenten Spaltung bereits während des Larvenstadiums der Geschlechtstierbrut zu erkennen. Eine Bipolarität der Arbeiter entsteht einerseits gegenüber der Geschlechtstierbrut und andererseits den funktionellen Königinnen. Dies führt auch dazu, daß eine *Eciton*-Kolonie sich normalerweise nur in zwei Tochterkolonien aufteilt.

Die wirkliche Aufspaltung erfolgt bei der ersten Wanderung während einer normalen nomadischen Phase. Unter den jungen unbegatteten Königinnen entsteht eine Hierarchie, die auf einer unterschiedlichen Anziehungskraft gegenüber den Arbeitern beruht und die in der Regel der Reihenfolge des Schlüpfens entspricht.

Der Vorgang der Kolonieraufspaltung ist bei *Eciton burchelli* nicht so eindeutig wie bei *E. hamatum* und soll deshalb bei der letzteren Art näher besprochen werden. Der Teilungsprozeß vollzieht sich während eines Tages und einer Nacht, d.h. während des täglichen Beutezuges und der Koloniewanderung des folgenden Abends und der Nacht. Dabei bewirkt das Schlüpfen der Männchenbrut eine zusätzliche Erregung der Arbeiter, die dazu beiträgt, die latente Spaltung der Kolonie zu realisieren.

Das erste Stadium der Teilung, der Auszug der jungen Königinnen, geschieht in Verbindung mit der Vorbereitung zu dem Beutezug und dauert viele Stunden. Das zweite Stadium, die Abwanderung der Masse der Kolonie und die Verteilung der jungen Arbeiterbrut und Männchen zwischen dieser und der Tochterkolonie beginnt nach der Dämmerung. Dabei setzt sich auf der ursprünglich durch die Geschlechtstierbrut beherrschten Seite der Kolonie eine der jungen Königinnen auf Kosten der anderen immer mehr durch. Die überzähligen jungen Weibchen und im selteneren Falle des Überlebens auch die alte Königin werden zwischen die beiden sich bildenden Tochtertrauben abgedrängt und möglicherweise an der Stelle des alten, stationären Biwak im Stich gelassen.

Am folgenden Tage wird die Verbindung zwischen den Tochterkolonien schwächer und beide beginnen mit getrennten Raubzügen. Dieser Prozeß der Kolonieteilung scheint nur bei den Dorylinen vorzuliegen. Er ähnelt in mancher Hinsicht aber dem Vorgang des Schwärmens bei den sozialen Bienen, jedoch zwischen denselben gibt es ja auch viele Unterschiede.

REFERENCES.

1934. BRUCH (C.). — Las formas femeninas de *Eciton* (*Anal. Soc. Cien. Argent.*, **118**, 113-135).
1937. BODENHEIMER (F.). — Population problems of social insects (*Biol. Rev.*, **12**, 393-430).
1912. IHERING (H. von). — Biologie und Verbreitung der brasilianischen Arten von *Eciton* (*Ent. Mitteil.*, **1**, 226-235).
1938. SCHNEIRLA (T. C.). — A theory of army-ant behavior based upon the analysis of activities in a representative species (*Jour. Comp. Psychol.*, **25**, 51-90). — 1944. The reproductive functions of the army-ant queen as pace-makers of the group behavior pattern (*Journ. N. Y. Ent. Soc.*, **52**, 153-192). — 1948. Army-ant life and behavior under dry-season conditions with special reference to reproductive functions. II. The appearance and fate of the males (*Zoologica*, **33**, 89-112). — 1949. Army-ant life and behavior under dry-season conditions. 3. The course of reproduction and colony behavior (*Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **94**, 5-81).
1950. SCHNEIRLA (T. C.), BROWN (R. Z.). — Army-ant life and behavior under dry-season conditions. 4. Further investigation of cyclic processes in behavioral and reproductive functions (*Ibid.*, **95**, 267-353). — 1952. Sexual broods and the production of young queens in two species of army ants (*Zoologica*, **37**, 5-32).

1900. WHEELER (W. M.). — The female of *Eciton sumichrasti* Norton, with some notes on the habits of Texas Ecitons (*Amer. Nat.*, **34**, 563-574). — 1921. Observations on army ants in British Guiana (*Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, **56**, 291-328). — 1928. *The Social Insects*, New York, Harcourt, Brace. — 1933. Colony-founding among Ants, Cambridge, Harvard Univ.

DISCUSSION

M. PICKENS.—An interesting question concerning convergent evolution in behaviour is brought forward by Dr. Schneirla's observations on army ants "sealing off" surplus queens by clustering about them. Among bees we are all familiar with queen-duels, but a snail invading the hive is killed and sealed off with wax. In *Reticulitermes* the original primary queen may be cannibalized, so permitting several of her daughters to begin laying as so-called secondaries, a decided aid to growth of population. Reproductives just dealated were formerly supposed to be adopted by detached groups of workers. In my experiments a potential queen was thus offered to a queenless group of workers. She was attacked and chewed into a mangled mass. Then one worker broke away, bit off a mass of decayed wood, and chewed it into the macerated body. The example was quickly followed by others. The body was plastered into a near little mound of wood-pulp on the floor of the inhabited cavity, and later, evidently, the mass was used for food. An interesting comparative study might be made of the similar and dissimilar actions of entirely different social creatures meeting similar problems. Bees using wax, termites using wood-pulp, and ants using a cluster of living bodies to shut off a menace or a nuisance! Might not we as a group make comparative behaviour take on something of the interest of comparative anatomy?

Dr. O'ROURKE.—"Has Dr. SCHNEIRLA any evidence that the virgin queens at the head of the hierarchy have a higher metabolic rate than those that tend to be less successful? The degree of worker acceptance suggests this, and it should not be difficult to analyse the rate at which the various virgin queens can be anaesthetised, this would indicate their relative metabolic rates and yet not injure all other external work."

Dr. SCHNEIRLA. — I think so, but thus far the evidence is all circumstantial. For example, when individual virgins are captured for laboratory tests of their chemo-stimulative properties, early members of the series generally survive a day or two longer than do later members. There seems to be a difference in susceptibility to desiccation resembling that in the worker series, in which major workers are most resistant, minimis least. But as yet I have not been able to spare a sufficient number of virgin queens for systematic tests along these lines.

INEFFICIENCY IN BROOD-REARING IN THE ANT *MYRMICA RUBRA* L.

by

M. V. BRIAN

Furzebrook Research Station, Wareham, Dorset (Great Britain).

Efficiency is a measure of the degree of realisation in practice of a theoretically derived work-output expectation. It has long been realised as being of great importance in the struggle for existence between living aggregates, but few measurements have been made on insect societies. These usually exist and function in the nest at densities so high, that from knowledge of non-social insects bred at such densities (*Drosophila*, *Tribolium*) one would expect gross inefficiency. As the principal occupation at these densities is brood-rearing this process has been chosen as a starting point for investigations, part of which have been published (BRIAN, 1953) and parts of which are in the press. Here only a brief account of one aspect of the subject can be considered.

By taking the reasonable theoretical system in which nx workers give n times the work output of x workers, that is in which the output is strictly proportional to the worker number, it is easily shown by measuring the gain in weight of equal groups of larvae that individual inefficiency exists and that it increases with the number of workers in the team (BRIAN, 1953). The causes of inefficiency have been sought, and appear to be at least three: the shape of the working group, the attitude of the nurses towards small larvae in the presence of large ones, and the method of feeding. Of these only the first appears superficially group-size dependent, but further thought shows that in fact all three are.

GROUP SHAPE

In both plane nests and in nests composed of cells arranged on a square lattice in plaster of Paris (each cell large enough to hold many ants and larvae) the larvae are placed in a central pile and covered and surrounded by workers. By measuring the area of the larval pile, the area of the whole group of workers and counting the number of workers over the larvae, it has been possible to show that when a fixed number of larvae is used,

and various numbers of workers added, the group shapes are different. Although the more workers there are the greater the worker area, the larvae are not spread out commensurately. Yet the proportion of the worker population in contact with the larvae is the same for all; with the result that the density of workers on the larvae in the larger groups far exceeds that in the smaller ones, a condition which through sheer mechanical interference might cause inefficiency with the group-size differential looked for (it should be emphasised that the nests themselves cause no constraint). It is interesting that in the cellular nests this is only true of the largest culture-groups; for the smaller worker teams the density of those in contact with the larvae is the same, a fact which suggests that if the ants were allowed to build their own nests they might produce a design conferring even greater efficiency.

The constant proportion of workers in contact endured (subject to sampling variations) when groups of different sizes were used in any one nest type, when groups of different sizes were placed in different nest types, and even after larval growth greater in those groups with many workers than in those with few. This all indicates that there are two types of worker at least, nurses and non-nurses and the work of EHRHARD (1931) which showed age-labour-differentiation in this species should be recalled.

Similar results to the above may be obtained using groups of fixed worker/larva composition but of varying actual sizes.

LARVAL SIZE

A second cause is the low stimulatory power that the small larvae have over workers. Whilst food is distributed nearly randomly to individuals in groups in which all larvae are the same size, in groups of two sizes mixed, the large larvae dominate, and may if numerous enough and if workers are in short supply "inhibit" all growth of the small ones. A curious result is obtained on the other hand if workers are more than sufficient to satisfy larval demand. If one takes a fixed number of small larvae and sets up groups with 0, 1, 2, 3, etc., large ones, one finds as would be expected that the more of the latter sort there are the greater the gain in weight (in a certain period) of the whole group. Yet at the same time the gain in weight of the small larvae is less the more large ones there are present; that is the total output can be increased by giving more large larvae, but a smaller proportion of this goes to the small larvae. In other words, worker effort is sub-maximal and the system is inefficient. If one considers such a mixed population of larvae of fixed numbers and composition, then the more workers there are, the more small larvae will receive attention, but it will not be the enthusiastic attention given to large ones, and the average individual worker output measured as larval gain in weight will decline as their number increases.

METHOD OF FEEDING

LE MASNE (1953) has noted that in species of *Myrmica* and others when food is abundant, the workers have to test the larvae to see if they are prepared to accept food; the larvae only signal their requirements during inanition (by trunk flexion). This has been confirmed. Thus the time and effort wasted by testing, which is likely to become greater the more workers there are per larva, is another possible cause of the type of inefficiency that is being sought.

Three effects have thus been considered that are likely to enhance the effectiveness of workers in groups with low worker/larva ratios and in small groups of fixed composition. One may speculate to the effect that young colonies which are both small and with superabundant brood obtain more from their workers as individuals than larger ones. To extrapolate this idea the other way to the point where so much effort is wasted that the colony ceases to grow is probably a dangerous oversimplification; it must certainly be preceded by a stage of loss due to the production of sexual forms.

Résumé.

Dans des groupes d'élevage d'ouvriers, on a évalué l'augmentation de la longueur des larves ; celle-ci a été mise en relation avec le nombre des ouvriers. Il résulte de cette étude que l'efficiencce individuelle de l'ouvrier diminue dans la mesure où la production de l'ensemble augmente.

Trois raisons ont été fournies :

1° Dans les groupes importants, les larves ne sont pas réparties entre les ouvriers ; il en résulte une augmentation de la densité des ouvriers s'occupant des larves. Cela amène même des séries avec ratios permanents d'ouvriers/larves et des larves de taille différente.

2° Les larves plus petites manquent relativement de valeur pour les ouvriers (comme stimulant pour la quête de la nourriture), ce qui signifie que les soins demeurent au-dessous des capacités maxima de l'ouvrier.

3° Le test-système de l'alimentation (les cas d'épuisement mis à part) aboutit à une perte de temps et de travail précieux pour les ouvriers qui se mettent en quête des larves prêtes à recevoir la nourriture.

Zusammenfassung.

In Zuchtgruppen mit Arbeitern wurde die Längenzunahme der Larven abgeschätzt und auf die Arbeiterzahl bezogen. Dabei zeigt sich, daß der individuelle Wirkungsgrad (des Arbeiters) in dem Maße abnimmt, wie die Gesamtgruppenleistung zunimmt. Dafür wurden 3 Gründe gefunden :

1. Ein Ausbleiben der Verteilung der Larven in großen Gruppen unter den Arbeitern mit dem Ergebnis einer zunehmenden Dichte der die Larven pflegenden Arbeiter. Dies bewirkt sogar Reihen mit konstantem Arbeiter/Larven-Koeffizienten und variierender Larvengröße.

2. Ein rel. Mangel von Gewichtigkeit der kleineren Larven für die Arbeiter (als Auslöser für den Fütterungsakt), welche bedeutet, daß die Pflege unter der maximalen Leistungsfähigkeit der Arbeiter bleibt.

3. Das „Testsystem“ der Fütterung (ausgenommen bei Erschöpfung), welches dazu führt, daß die Arbeiter Zeit- und Arbeitsaufwand verlieren, um die Larven zu finden, die bereit sind Futter aufzunehmen.

REFERENCES.

1953. BRIAN (M. V.). — Brood rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica* (*Physiol. Zool.*, **26**, 355-366).
 1931. EHRHARDT (S.). — Ueber Arbeitsteilung bei *Myrmica*- und *Messor*- Arten (*Z. Morphol. f. Okol. Tiere*, **20**, 755-812).
 1953. LE MASNE (G.). — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis (*Ann. Sci. Nat.*, **15**, 1-56).

DISCUSSION

CARTHY.—The fact that any worker can act as a nurse for the larvae supports the contention that ants do the job on hand, did you find that workers continued to act as nurses once they had done so?

BRIAN.—There was no evidence of this.

CARTHY.—It is often reported and can be easily seen that ants keep the larvae of various ages in different parts of the nest, would not your observations that the presence of a large larva draws attention away from the smaller ones provide one reason at least for keeping the various sizes apart?

BRIAN.—Yes, the rôle of nest structure on the working efficiency of the ants has fascinating possibilities for study.

LE MASNE.—Is it your general impression that larvae do not signal their need of food?

BRIAN.—Yes.

SCHNEIRLA.—Are natural colonies short of food: could the laboratory conditions of food surplus perhaps be unnatural?

BRIAN.—Quite possibly at many times of year and in many places: this should be investigated.

DER MASSENWECHSEL EINIGER HONIGTAU LIEFERNDEN BAUMLÄUSE IM JAHRE 1954

(Aus der Forstschutzstelle Südwest, Wittental.)

von

Hans MÜLLER

(Ringingen, Kreis Ehingen a. Do.)

A. — EINLEITUNG

Als natürlichen Helfern im Kampf gegen Forstschädlinge wird den Roten Waldameisen immer wieder besondere Bedeutung zugemessen (GÖSSWALD, 1951, WELLENSTEIN, 1954, b).

Hauptnahrung der Ameisen sind die zuckerhaltigen Ausscheidungen vieler Baum- und Blattläuse. Vom Honigtau leben sie *ständig*, und so halten sie sich auch in schädlingfreien Jahren im Wald.

Damit können die Ameisen schon in den *Anfängen* einer Schädlingsplage wirksam werden. Sehr im Gegensatz zu Vögeln und anderen Nützlingen ist nämlich die — erwünschte — Massenvermehrung der räuberischen Ameisen unabhängig von der — unerwünschten — Gradation der Schädlinge, gegen die wir sie einsetzen. *Abhängig auf jeden Fall* aber sind die Ameisen von ihren Läusen. Ameisen, die ihre Lauskolonien durch Kahlschlag verloren haben, kümmern schwer. Schock und Rückschlag jedoch sind überwindbar, wenn auf Kräutern wie **Epilobium** oder **Senecio** und später auf Sträuchern und Stockausschlägen Läuse erscheinen.

Manche künstliche Ameisenvermehrungen versagten offenbar deswegen, weil in einzelnen Jahren und in manchen Beständen zu wenig Läuse lebten. Ameisen können nur dort starke Völker bilden, wo dauernd reiche Lauspopulationen vorkommen.

Wenn wir Ameisen auf künstlichem Weg dauerhaft ansiedeln wollen, müssen wir wissen, ob die Ernährungsgrundlage der Völker am neuen Wohnort dauernd gesichert ist. D. h., es ist wichtig, den Massenwechsel der Honigtau liefernden Läuse und die Faktoren zu untersuchen, die ihn beeinflussen können.

Die Rote Waldameise besucht über 60 Lausarten (WELLENSTEIN, 1952) und war früher offensichtlich ein Mischwaldinsekt. Unsere neuzeitlichen Wirtschaftswälder jedoch sind zum guten Teil Reinbestände aus Fichten oder Kiefern. So wie für die Forstwirtschaft Fichte und Kiefer die „Brotbäume“ sind, wurden sie es auch für die Ameisen über die Läuse, die auf ihnen wohnen.

Auf der Kiefer leben zwei wichtige Rindenlaus-Arten, **Lachnus pineti** K. und **Lachnus pini** K., auf der Fichte hingegen drei, nämlich **Lachnus bogdanowi** Mordw., **Lachnus grossus** Kalt. und **Lachnus hyalinus** K., dazu die Fichtenquirlschildlaus **Physokermes piceae**, die im Frühling und im Frühsommer reichlich Honigtau erzeugt.

So haben die Ameisen in Fichtenbeständen bessere Ernährungsmöglichkeiten als in Kiefernwäldern. Beachtliche Riesenkolonien gibt es nur in Fichtenwaldungen; ich kenne Verbände mit bis zu 100 Nestern. Einmal liefern auf den Fichten mehr Lausarten Honigtau, zweitens sind die Läuse in den dichten Kronen der Fichten gegen Wetter und Feinde besser geschützt und schließlich siedeln sich die Fichtenläuse in Wurzelkammern an, die ihnen die Ameisen bauen (WELLENSTEIN, 1930). So bleiben den Ameisen auch

dann noch „Milchkühe“, wenn die Läuse in den Baumkronen durch Katastrophen zugrunde gegangen sind.

Eine größere Rolle als Nahrungsbaum spielte früher die Buche, die einst mehr Anteil an der Holzbodenfläche hatte. Wo heute Buchen- Nadelholz-Mischwälder stehen, finden wir besonders volkstarke Ameisennester.

B. — ZUR METHODIK

Nur aus längerdauernden Untersuchungen in mehreren, möglichst verschiedenen Gebieten lassen sich allgemein gültige Schlüsse ziehen. Deshalb beobachte ich Ameisen-tätigkeit und Massenwechsel verschiedener Lausarten in vier, räumlich weit voneinander entfernt liegenden Gebieten mit verschiedenen Standort- und Bestockungsverhältnissen.

1) *Umgebung von Ringingen bei Ulm.*

Forstorte Roter Hau und Schloßgut Steiner, Höhe über NN = 600 m, mittlere Jahrestemperatur = 7° C, mittlere jährliche Niederschlagshöhe = 700 mm, hauptsächlich Fichten auf Tertiär.

Beobachtet werden Fichten- und Lärchen-Lachniden, sowie zusätzlich Läuse auf Birken und Weiden im Gebiet 16 alter und insgesamt 73 künstlich angelegter Ameisennester.

2) *Graben-Neudorf, Nordbaden* Kammerforst.

H = 150 m, mT = 9° C, mN = 700 mm, Kiefern auf diluvialen Sanden.

Beobachtet werden Lachniden auf 25-30-jährigen Kiefern im Bereich von 8 Nestern verschiedenen Alters.

3) *Jockgrim, Südpfalz* Bienwald.

H = 150 m, mT = 9° C, mN = 675 mm, diluviale Sande.

Wechselnde Bestandverhältnisse : Kiefern-Stangenholzer mit einzelnen gleichaltrigen Fichten, Kiefern- und Buchen-Altholz, alter Buchen- und Eichenbestand.

Beobachtet werden Kiefern- und Buchenlachniden im Bereich einer alten Kolonie von 10 Nestern.

Während diese Gebiete erst seit 1950 besucht werden, sind die Ameisen im

4) *Forstamt Daun-Ost, Eifel*

H = 450 m, mT = 6-7° C, mN = 800 mm, rheinischer Schiefer mit teilweiser vulkanischer Ueberlagerung, schon seit 1926 bekannt (WELLENSTEIN, 1928). Hier bietet sich die Gelegenheit, die Entwicklung von Ameisenkolonien über einige Jahrzehnte zu verfolgen. Ohne größere Eingriffe blieben die Bestände im Gebiet von drei Nesterverbänden ; der Wald von drei Kolonien wurde in den Jahren 1948 bzw. 1946/48 völlig abgetrieben. Die Völker in diesen drei Revierteilen sind jedoch trotz der großen Veränderung ihres Lebensraumes nicht verschwunden. Sie haben sich vielmehr nach anfangs starkem Rückgang bis jetzt gut erholt.

Zum Eintragen der Beobachtungen erwiesen sich selbst Forstgrundkarten im Maßstab 1 : 5 000 als zu grob. Deshalb kartierte ich nach eigenen Messungen Teile der Untersuchungsgebiete in den Maßstäben 1 : 2 000 bis 1 : 500, ferner die Umgebung der Ameisennester im Maßstab 1 : 200 mit allen Bäumen und Sträuchern. Dabei wurden auf insgesamt 370 an 5406 Bäume und Sträucher erfaßt und später mindestens dreimal kontrolliert. Markiert wurden 3 027 von Ameisen besuchte Bäume, die meisten mehrmals in verschiedenen Jahreszeiten. Die Nummerierung von 1 665 Nadelhölzern (1 157 Fichten, 267 Tannen, 212 Kiefern, 26 Lärchen, 3 Wachholdern) und 306 Laubhölzern (124 Weiden, 100 Buchen, 47 Birken, 30 Eichen, 4 Ebereschen und 1 Esche) erlaubte auch ohne Kartenunterlagen, die regelmäßig beobachteten Bäume zu finden und erleichtert damit routinemäßige Beobachtungen erheblich.

Zur Untersuchung des Massenwechsels von

Lachnus bogdanowi Mordw.	Wirtspflanze : Fichte
L. pineti K.	Kiefer
L. laricis Walk.	Lärche
L. (Pterochlorus) exsicicator Alt.	Buche
L. (Pterochlorus) roboris L.	Eiche
Melanoxanthus salicis Bekt.	Weiden und
Glyphina betulae Kalt.	Birke

zählte ich bis Winter 1954/55 163 400 Läuse und Eier, außerdem wurden im vergangenen Spätherbst über 100 Gelege zu Vergleich und genauer Auszählung fotografiert. 150 Farbfotos, meist als Nahaufnahmen, berichten von Aussehen und Größe der verschiedenen Läusearten zu allen Jahreszeiten und ihrer Beziehung zu den Ameisen, ferner von Zustand und Schäden der Wirtspflanzen.

Ein 22m hoher Turm erlaubt, den Kronenraum von drei Fichten in der Nähe eines großen Mutternestes im Roten Hau bei Ringingen zu beobachten.

C. — DER MASSENWECHSEL

1. Die Eiablage.

Die beobachteten Läuse begannen im Herbst 1953 wie im Herbst 1954 Ende Oktober bis Anfang November ihre Eier abzulegen. Frisch abgelegte Eier haben leuchtende Farben — **Melanoxanthus** grün, **Pterochlorus** orange und braun, Birkenläuse gelb, übrige rotbraun — und dunkeln rasch nach, bis sie nach einigen Stunden (**Melanoxanthus**) bis Tagen (**Pterochlorus exsicicator**) schwarz sind.

Artunterschiede bestehen in Eizahl und Ablageplatz (vgl. WELLENSTEIN, 1930) :

Laus	Gelegegröße	an
Lachnus bogdanowi	einzelne Eier	Nadeln, meist Oberseite
Lachnus pineti	Eizeilen von 2-5	Nadeln, Innenseite
Lachnus grossus	5-15 Eier i. Gruppen	Nadeln, meist Basis
Lachnus laricis	einzelne Eier	Nadeln
	kleine Gruppen	Knospen, Rindenschuppen
Melanoxanthus salicis	5-8 Eier	Knospenachsels
	und mehr	Rindenrissen, Astgabeln
Glyphina betulae	10-20 Eier	Knospenachsels
	und mehr	Rindenrissen, Astgabeln
Pterochlorus roboris	100 und mehr Eier	freistehenden Zweigen
Pterochlorus exsicicator	mehrere hundert Eier	Vertiefungen in der Rinde, Astgabeln, Wunden u. ä.

Von zahlreichen (bis über 100) Weibchen werden die Gelege der beiden **Pterochlorus**, von mehreren die der **Lachnus grossus** erzeugt ; die anderen Läuse legen einzeln.

Die über den Winter 1953/54 entstandenen Verluste waren gering bei Gelegen der Läuse auf Fichten, Birken, Weiden und Kiefern. Von über 30 Gelegen der **Pterochlorus roboris** an Eichen ging nur eins verloren (im Winter 1952/53 nach mündlicher Mitteilung von WELLENSTEIN 100 %), während von der Verwandten **Pterochlorus exsiccator** an Buche im Frühjahr nur noch wenige an ihren Plätzen zu finden waren. Ebenso verschwanden die reichlichen Gelege der Lärchenläuse bis zum Frühling fast vollständig. Im Herbst 1954 wurden auch Lärchennadeln belegt. Die meisten dieser Eier waren schon nach 4 Wochen zusammen mit den Nadeln abgefallen.

Im Dezember 1954 beobachtete ich in Daun einen Schwarm Schwanzmeisen beim Fressen von freiliegenden **Exsiccator**-Eiern. Von 27 Buchen, an denen seit November Gelege verschwunden waren, haben Rötelmäuse an 24 Fraßspuren hinterlassen. Durch angebundene belaubte Zweige geschützte Gelege waren dagegen unverändert geblieben.

2. Die Frühjahrs- und Sommerpopulationen.

Die Populationskurven der beobachteten Läuse waren 1954 kennzeichnend verschieden (Abb. 1-4 und 6).

Für die *Frühjahrspopulationen* gelten zwei Extreme :

- | | |
|--------------------------------|---|
| a) wenige Individuen | |
| — entsprechend geringer Eizahl | bei Lachnus bogdanowi |
| — wegen starker Winterabgänge | |
| bei mäßiger Eizahl im Herbst | bei Lachnus laricis |
| bei hoher Eizahl im Herbst | bei Pterochlorus exsiccator |
| b) viele Individuen | |
| entsprechend hoher Eizahl und | |
| geringen Winterabgängen | bei Melanoxanthus salicis
und Glyphina betulae . |

Die Mitte zwischen beiden hält **Lachnus pineti**.

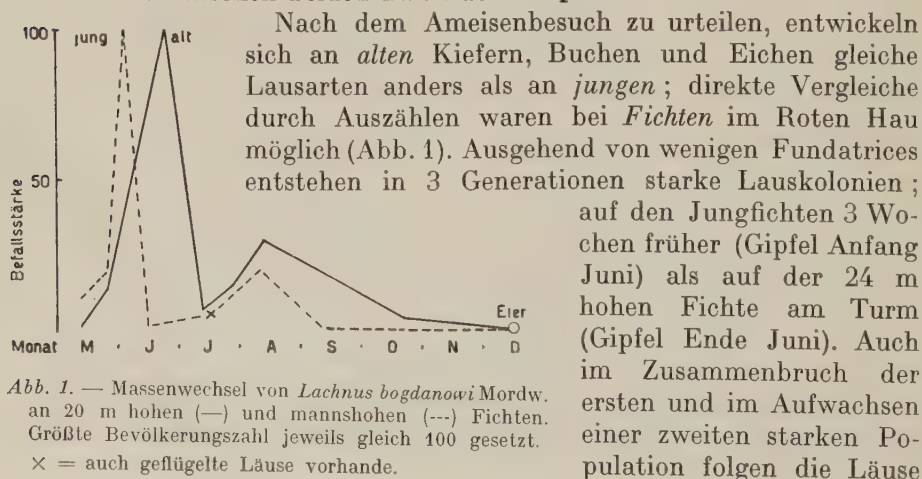


Abb. 1. — Massenwechsel von *Lachnus bogdanowi* Mordw. an 20 m hohen (—) und mannshohen (---) Fichten. Größte Bevölkerungszahl jeweils gleich 100 gesetzt. X = auch geflügelte Läuse vorhanden.

auf der alten Fichte denen auf jungen. Der zweite Gipfel ist etwa gleichzeitig erreicht. Wie auf alten Eichen, Kiefern und Buchen sind auf den alten Fichten die Sommerpopulationen beständiger als auf entsprechenden kleinen Bäumen.

Fundatrices der *Lärchenläuse* *Lachnus laricis* (Abb. 2) scheinen in der Nadelstreu aus abgefallenen Eiern zu schlüpfen. Im Mai waren nur noch an einzelnen Lärchen Eier zu finden, bis zum Juli aber waren alle Bäumchen befallen. *Lachnus laricis* hatte nur *einen* Kurvengipfel Ende September bis Anfang Oktober. Nur solche Populationen, die zu dieser

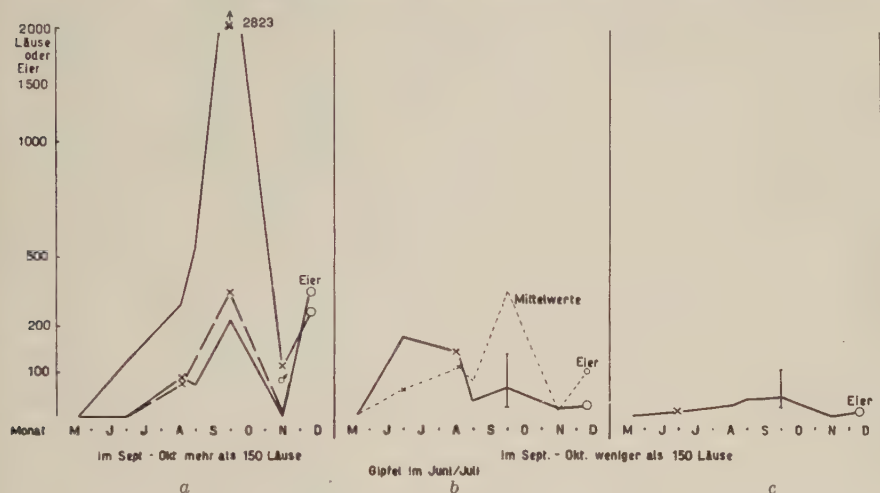


Abb. 2. — Massenwechsel von *Lachnus laricis* Walk. an etwa 2 m hohen Lärchen.

× = auch geflügelte Läuse vorhanden.

× ♂ = geflügelte ♂♂ vorhanden.

Senkrechte Balken bei Abb. 2b und c = Schwankungsbreite der gemittelten Werte.

Mittelwerte = Mittel aus allen beobachteten Populationen.

Zeit stärker als 150 Individuen waren (Abb. 2, a), legten überdurchschnittlich viel Eier. Die Zahl der Eier entspricht jedoch *nicht* der Stärke der erzeugenden Population.

Auf Lärchen, die wohl mit über 150 Läusen, jedoch schon im Frühsommer, besetzt waren (Abb. 2, b, vgl. Mittelwertskurve!), saßen im Herbst genau so wenig Eier wie auf solchen mit dauernd schwachen Populationen (Abb. 2, c).

Maßgeblich für den Verlauf der Populationskurven der *Lachnus pineti* auf kleinen *Kiefern* war die Zahl der Eier im Winter 1953/54 (Abb. 3). Deutlich sind drei Entwicklungstypen zu unterscheiden :

Populationen aus 5—300 Eiern (ausgezogene Kurven in Abb. 3, a) nahmen im April stark zu, je mehr Eier im Winter, umso mehr Läuse im Mai. Kiefer Nr. 8 hatte im Mai weniger Läuse als Nr. 12, weil bis zum April mehr Eier abstarben als auf dieser. Im Mai wurden nur wenige Läuse von Schlupfwespen parasitiert. Aus mehr als 450 Eiern im Winter entstanden

wider Erwarten nur schwache Populationen im Mai (Abb. 3, *b*, *c*). Keine hatte sich im April vermehrt. Während der Parasitierungsgrad der Lauskolonien, die aus mittelstarken Populationen entstanden sind (450-700 Eier, Abb. 3, *b*, senkrechte Balken = Schwankungsbreite), im Mai gering wie bei *3 a* war, fielen bei anfangs starken Populationen (Eizahl 1 000-2 000, Abb. 3, *c*) mehr als die Hälfte der Läuse aus.

Die Potenz der Kiefernlaus-Kolonien war umso größer, je mehr Eiern bis zum Grenzwert von 300 sie entstammten. Ab 400 Eiern (Ki Nr. 20, gestrichelte Kurve Abb. 3, *a*) fielen die Vermehrungschancen.

Anfang Juni verließen die Läuse ihre Wirtspflanzen und waren im August verschwunden, während die Ameisen auf alten Kiefern noch Ende November Läuse besuchten.

Weil die meisten Eier der braunen Birkenlaus *Glyphina betulae* (Abb. 4) den Winter überlebt haben, war die Frühjahrspopulation stark. Schon im Mai

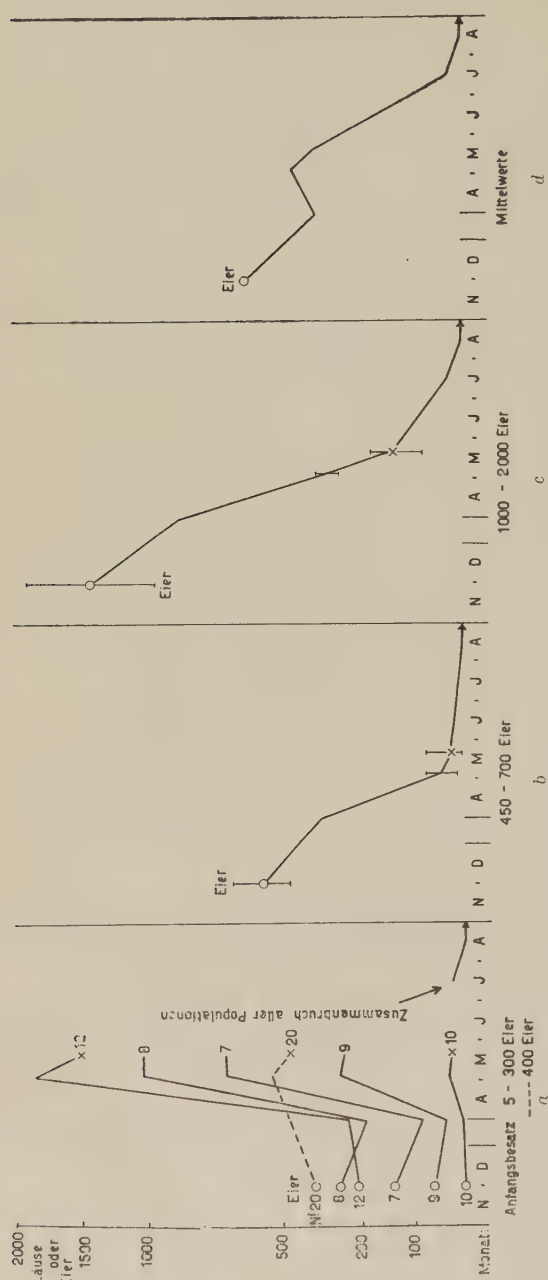


Abb. 3. — Massenwechsel von *Lachnus pineti* K. an 1,50 m hohen Kiefern.

Zahlen an den Kurven in Abb. 3 *a* = Nummer der befallenen Kiefern.

× = auch geflügelte Läuse vorhanden. Senkrechte Balken in Abb. 3 *b* und *c* = Schwankungsbreite der gemittelten Werte.

entstanden geflügelte Läuse und wanderten ab (starker Abfall der Kurven!). Über das weitere Schicksal der Lauspopulationen entschied die

Stärke des Lausbefalls im Frühjahr. Hoher Gipfel im August, viele Eigelege im Dezember waren bei mittelstarkem Anfangsbefall (Abb. 4, a) zu beobachten, schwacher Gipfel und keine Eier dagegen sowohl bei schwachem (Abb. 4, b), als auch bei sehr starkem Anfangsbefall (Abb. 4, c). Wurden im Sommer Birken neu befallen, von denen mittelstarke Populationen restlos abgewandert waren, so lag der zweite Gipfel der Populationskurve erst im Oktober (Abb. 4, d).

Schwache Lauskolonien scheinen auf ungeeignete Wirtspflanzen hinzudeuten, sehr starke den Wirt zu erschöpfen. Nur mittelstarke Populationen (geeigneter Wirt, den sie nicht erschöpfen) bringen im Sommer genug Sexuales (Gipfel Abb. 4, a) hervor, die die Winterpopulation erzeugen.

Hier ist es ähnlich wie beim Lärchenthrips *Taeniothrips* (mündliche Mitteilung von SPROSZMANN), der in starken Populationen seine Wirtspflanzen zugrunde richtet und sich damit „selbst den Ast absägt, auf dem er sitzt“.

Alle untersuchten Lauskolonien lagen im Bereich starker Ameisennester und wurden dauernd von *Formica rufa* besucht. Der Einfluß der Ameisen auf den Massenwechsel der Läuse ist offensichtlich.

Im Frühjahr 1954 waren nennenswerte Lauspopulationen nur im Bereich der Nester zu finden. Ameisen pflegen Eier und Fundatrices ihrer „Milch-

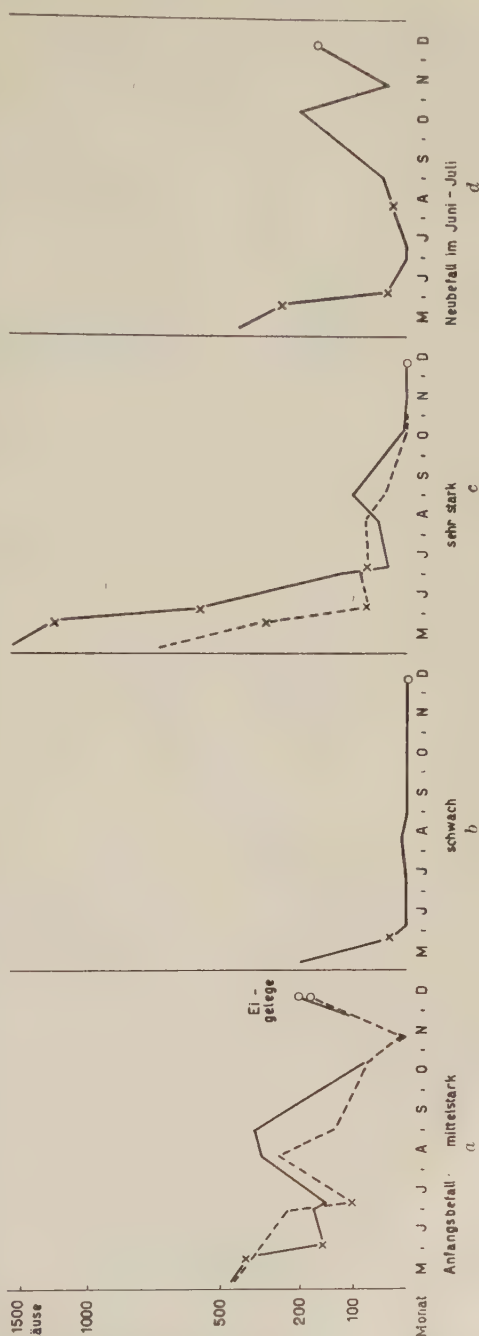


Abb. 4. — Massenwechsel von *Glyphina betulae* Kalt. an etwa 1 m hohen Birken.
× = auch geflügelte Läuse vorhanden.

kühe'', halten Lausfeinde fern und fördern so die Vermehrung der Läuse erheblich. Mit der Entfernung von den Ameisenhaufen sinkt die Stärke der Lauspopulationen rasch: Was WELLENSTEIN (1929) an *Lachnus bogdanowi*

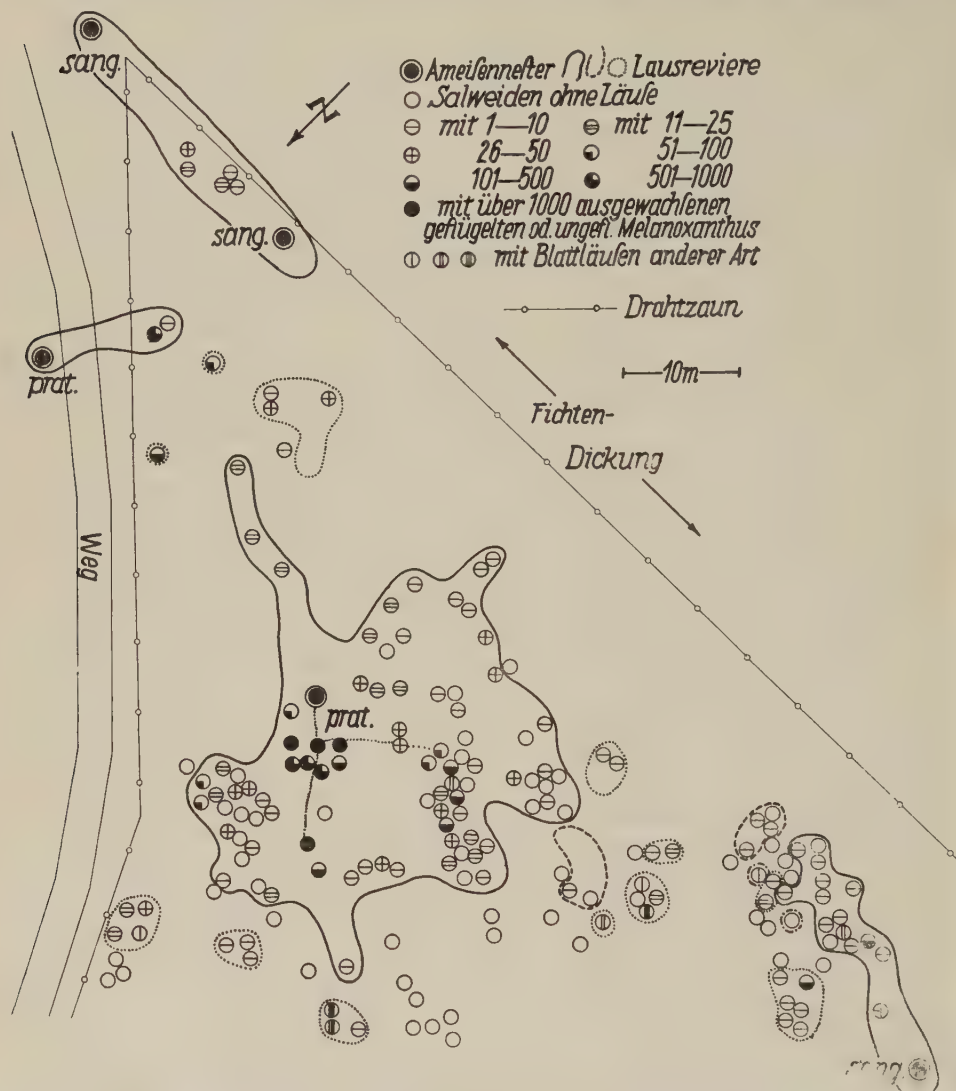


Abb. 5. — Größe der Kolonien von *Melanoxanthus salicis* im Bereich zweier Nester von *Formica pratensis* (prat.) und dreien von *Raptiformica sanguinea* (sang.) im Juni 1954.

Punktirt und gestrichelt umrandet = Lausreviere von *Lasius* bzw. *Myrmica*.

auf mannshohen Fichten im Bereich eines **Pratensis**-Nestes zeigte und durch Auslegen von Leimtafeln unter Kiefern im Jagdgebiet von **rufaminor** nachweisen konnte (1954), fand ich nach der gleichen Methode arbeitend bei **Lachnus grossus** in einem Fichten-Altholz mit einem **rufaminor**-Nest. Auch

Melanoxanthus salicis kam in größeren Kolonien nur in unmittelbarer Nähe von Ameisennestern vor (Abb. 5), während weiter entfernte Weiden höchstens 50 dieser Läuse beherbergten. Verhüteten Leimringe den Ameisenbesuch, so brachen starke **Melanoxanthus**-Populationen rasch zusammen (WELLENSTEIN, 1952). Nur unter Ameiseneinfluß vermehren sich die Läuse im Frühsommer zu Massen sowohl an natürlich befallenen wie an künstlich infizierten Weiden. Später, bis zum Juli, allerdings starben die meisten Läuse. Offenbar bietet die Weide nach dem Austreiben der Blätter den Läusen nicht mehr genug Nahrung. Jedoch entstanden an Weiden mit Wasserschossen noch im August starke Lauskolonien, nicht jedoch an benachbarten nur mit ausgewachsenen Trieben. Auch an den Wasserschossen brachen die Lauspopulationen zusammen, als die Blätter fertig ausgewachsen waren.

Die Beobachtungen an Kiefern, Birken und Weiden mit Wasserschossen lassen den Schluß zu, daß nicht nur der Ameisenbesuch, sondern auch der physiologische Zustand der Wirtspflanzen die Populationsbewegungen steuert. Die Pflanze vermag den Läusen offenbar nur dann dauernde Lebensbedingungen zu bieten, wenn deren Populationen eine bestimmte Stärke nicht überschreiten. Wie zweigipfelige MW-Kurven andeuten (vgl. BONNEMAISON 1951), ändert sich mit dem Ende des Austreibens im Juni der Zustand der Pflanzen so stark, daß die Frühjahrspopulation nicht mehr leben kann. Die neu heranwachsende Sommergeneration ist den neuen Lebensbedingungen angepaßt. Farb- und Gestaltwechsel der Fichtenläuse z. B. lassen das als gesichert erscheinen.

3. Auswirkungen des Massenwechsels der Läuse auf Ameisenkolonien.

Nur in gemischten Jungbeständen gab es Honigtau liefernde Läuse in ausreichender Menge zu allen Monaten der Vegetationsperiode 1954 (Abb. 6). Im Frühjahr fand ich besonders viel Birken- und Kiefernläuse, dann Fichten- und Weidenaphiden. Der Sommer brachte Läuse auf Wasserschossen der Weide, nochmals stärkere Populationen auf Fichte und Birke und schließlich auf den Lärchen. Große Mengen an Honigtau im Herbst gaben zu hunderten vorkommende Buchenlachschniden. Bis in den November hinein konnten die Ameisen reiche Wintervorräte sammeln und zogen im Frühjahr 1955 viel mehr Geschlechtstiere auf als im Jahr vorher. Was der unterschiedliche Massenwechsel der Läuse im Mischbestand für das Gedeihen der Ameisenvölker bedeutet, ließ sich auf den Kahlschlägen bei Daun zeigen. Die schwer geschädigten Völker blieben am Leben, weil die Läuse auf jungen Weiden, Eichen, Lärchen, Fichten und Buchenstockausschlägen sie dauernd ernährten. Sie blieben klein (Mittel 1954 = 56 Liter Nestinhalt) an Stellen, die frei von Sträuchern waren und erst nach Jahren nur mit Fichten aufgeforstet wurden. Sie wuchsen aber dort prächtig heran (Mittel 1954 = 460 Liter), wo eine reichartige Strauch- und Krautflora wuchs.

Während sich hier die Zahlen der Lausbäume wegen der Unterschiede in Holzart, Baumgröße und Art der Läuse nicht unmittelbar vergleichen lassen, sind in dem ziemlich gleichförmigen Fichtenrevier Schloßgut Steiner direkte Vergleiche möglich (Tab. I). Im April 1954 gegründete Ableger hatten im Sommer 1954 eine mittlere Größe unter 50 Liter, wenn sie weniger als 2 Lausbäume besuchten. Nester mit 2-6 Lausfichten wurden

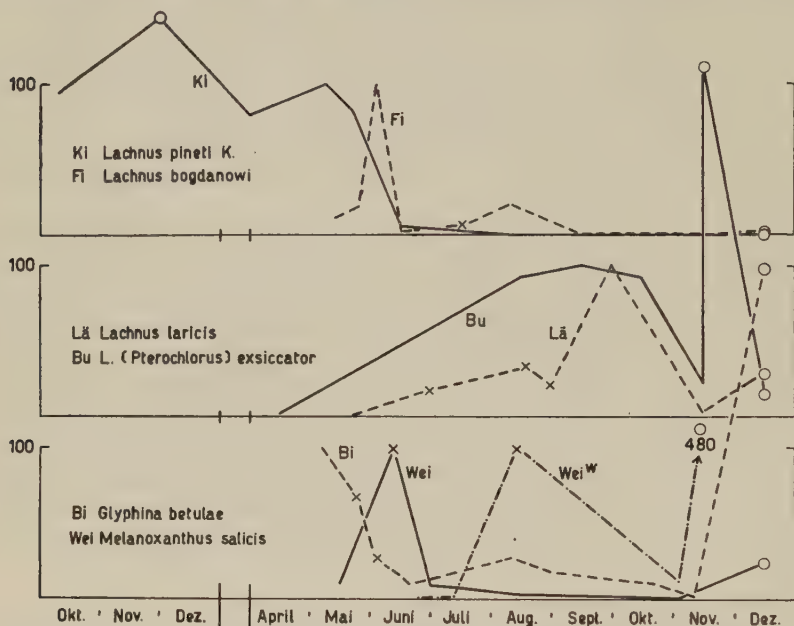


Abb. 6. — Massenwechsel verschiedener Honigtau liefernder Läuse (Mittelwerte). Größte Bevölkerungszahl an Läusen bei jeder Art gleich 100 gesetzt.

x = auch geflügelte Läuse vorhanden.

O = Eier.

Wei = Weiden ohne, Wei^w = Weiden mit Wasserschossen.

50-250 Liter groß. Zu einem noch größeren Wachstum — bis auf über 600 Liter — waren 6-12 Lausbäume notwendig.

4. Pflanzenbeschädigungen durch Lausbefall.

Direkte Pflanzenbeschädigungen durch die kleine Rote Waldameise sind so geringfügig, daß sie vernachlässigt werden können. Dagegen erhebt sich die Frage, ob die oft sehr großen Lauskolonien ihren Wirtsbäumen nicht so viele Säfte entziehen, daß Zuwachsverluste entstehen. Auch könnten das Saugen selber und die Speichelsekrete der Läuse Wachstum und Gesundheit der Bäume stören. Im Gegensatz zu den waldverderbenden *Dreyfusia*-Arten, der Buchenwollaus *Cryptococcus fagi* und zahlreichen Obstbaum-Blattläusen gelten die meisten Honigtau liefernden

Lachniden als harmlos. Schäden, die sogar zum Tode des Baumes führen können, verursacht die Buchenkrebslaus **Pterochlorus exsiccator**. Andere Läuse können bei Massenbefall das Wachstum kleiner Koniferen sichtbar stören. Weitere Untersuchungen waren dringend erforderlich. Sie zeigen bis jetzt, daß der Einfluß der Läuse auf ihre Wirtspflanzen von

- a) Holzart - Lausart
 - b) Stärke des Befalls
 - c) Alter des Baumes und
 - d) Zeitpunkt des Befalls
- abhängt.

TABELLE I

GRÖÖE DER IM FRÜHJAHR 1954 GEGRÜNDETEN ABLEGER 51-73
IM SCHLOßGUT STEINER UND MITTLERE ZAHL IHRER LAUSBÄUME.
Stand Ende 1954.

ABLEGER Nr.	MITTLERE Zahl der Lausbäume aus 6 Beob- achtungen.	GRÖÖE IN LITERN		MENGE DES Mutternest- Materials.	W = gewandert. WW = zweimal. — = nicht gew.
		Mittel aus 6 Beobachtun- gen.	maximal.		
53	0,2	20	20	90	WW
56 <i>b</i>	0,2	12	21	(120)	W
56 <i>d</i>	0,2	44	64	(120)	W
70	0,2	34	38	120	W
51	1,0	28	41	90	W
57	1,3	14	21	120	WW
54	1,5	3	6	90	WW
56 <i>a</i>	1,8	50	77	(120)	W
63	1,8	37	51	120	W
68	1,8	36	64	120	W
58	2,8	82	100	120	—
55	3,2	10	14	120	W
73	3,6	15	19	120	WW
64	4,7	221	282	60	—
61	5,0	173	236	120	W
72	5,0	473	528	120	—
71	5,2	201	264	120	W
59	6,0	401	530	120	—
60	7,5	351	441	120	W
66	7,5	260	346	120	—
62	8,7	634	805	120	—
65	9,8	360	461	120	—
69	11,7	357	335	120	—
67	11,8	669	826	120	—

Eingeklammerte Werte in Spalte 5 = aus 120 Litern Mutternestmaterial sind nach Wanderung die Spaltnester 56 *a*, *b*, *d*, entstanden; das Spaltnest 56 *c* war nur kurze Zeit bewohnt.

Im Revier Ringingen war der durch Zuwachsbohrungen (1) ermittelte Durchmesser-Zuwachs von 500 mit Läusen besetzten, von Ameisen besuchten 20 m hohen Fichten der gleiche wie an über 400 nicht belaufenen, offenbar nicht verlausten Stämmen. Dagegen blieben die Bäume in unmittelbarer Nestnähe im Wachstum zurück, wahrscheinlich nicht nur wegen starker Verlausung, denn auch weiter von den Nestern entfernte Bäume waren stark besetzt. Sicher beeinträchtigt auch die Bodenaushagerung, die entsteht, wo die Ameisen die Nadelstreu zum Nestbau weggeschleppt haben, das Wachstum der Bäume.

Offensichtliche, durch starken Befall mit **Lachnus bogdanowi** verursachte Wachstumsstörungen waren an etwa 2 m hohen Fichten zu beobachten. Sie trieben später und schlechter aus als unbefallene. Junge, vierjährige Fichten gingen ohne auszutreiben ein, nachdem sich die im Frühjahr künstlich angesetzten **Lachnus bogdanowi** an Stämmchen und Wurzeln stark vermehrt hatten (Tab. II). Nur schwächer verlauste blieben am Leben und trieben etwas. Besonders stark waren die Ausfälle in der ersten Reihe, vor der eine Ameisenstraße entlang führte, weil dort die Ameisen schon im Mai Wurzellaus-Kammern anlegten. Die Läuse breiteten sich im Laufe des Sommers auf benachbarte Fichtenreihen aus. Dort waren die Verluste umso geringer und das Austreiben umso stärker, je später die Pflanzen befallen wurden.

Keine auffallenden Schäden ließen sich an Weiden und Lärchen feststellen, auch wenn sie stark verlaust waren (mit **Melanoxanthus salicis** bzw. **Lachnus laricis**). Eingerollte, mißgebildete und früh gilbende Blätter an Weiden, Pappeln und Ebereschen wurden von Blattläusen verursacht. Zwei dieser Blattlausarten an Weiden wurden nur selten von **Formica** besucht, wenn gleichzeitig **Melanoxanthus** vorhanden waren, Pappel- und Ebereschenblattläuse hingegen recht gern.

An buschigen Eichen waren zahlreiche Äste vertrocknet, an denen während der Beobachtungszeit dauernd starke Kolonien von **Pterochlorus roboris** lebten. Ganz offensichtlich sind Buchen aller Altersklassen schwer geschädigt, die stark mit **Pterochlorus exsicicator** befallen sind. An älteren Stämmen starben finger- bis unterarmdicke Äste ab. An Stamm und Zweigen platzte im Herbst in der Nähe großer Kolonien die Rinde auf. Kleine Bäume verloren die meisten Endtriebe, manche Heister und Stockausschläge vertrockneten schon im Frühsommer. In Daun waren alle verlausten Stockausschläge an der gelb- bis blaßgrünen Farbe ihrer Blätter zu erkennen. Im Herbst trugen sie schon braun verfärbtes Laub oder waren kahl, als Zweige ohne Läuse eben erst ihre Herbstfarbe bekamen.

Was der Wald durch den Entzug von Honigtau verliert, läßt sich größenordnungsmäßig errechnen.

Honigtau enthält rund 20 % fester Bestandteile, 1 kg also 200 g. Der

(1) Weitere Zuwachsmessungen in verschiedenen Fichtenrevieren Oberschwabens, in Kiefernbeständen von Graben — Neudorf und an Weißtannen in Daun nehme ich an so vielen Stämmen vor, daß auch die verhältnismäßig grobe Methode mit dem Zuwachsbohrer zu brauchbaren Resultaten führen kann.

TABELLE II

DER EINFLUSS KÜNSTLICHER VERLAUSUNG AUF DAS WACHSTUM JUNGER, 4-JÄHRIGER FICHTEN.

Fr-Reihe Nr.	n	MITTLERE TRIEBLÄNGE		Tot			VERLAUST		
		der treibenden Fi im Juli.	aller Fi der Reihe im Juli.	im Juli.	im Aug.	im Sept.	künstl. im Mai.	Baum-L. Mai-Aug.	Wurzel-L. Mai-Aug.
		cm	cm	%	%	%	%	%	%
1	14	0,7	0,14	21	64	100	100	100	89
2	14	1,4	0,39	36	57	85	100	100	39
3	9	2,0	0,89		44	62	44	89	39
4	11	4,7	1,23	18	36	45		91	50
5	12	2,7	2,04	17	17	33		92	37
6	12	3,3	2,46		9	25		75	25
7	10	4,0	2,40		20	20		50	20

Vor der Reihe 1 führte eine Ameisenstraße entlang, ebenso hinter der Reihe 7. Künstlich verlaust wurden alle Fichten der beiden ersten Reihen und die ersten vier der dritten Reihe. Von dort aus verbreiteten sich die Läuse im Laufe des Sommers auf die übrigen Reihen.

Baum verwendet ungefähr die Hälfte der Assimilate zur Herstellung von Holz, 1 kg Honigtau entspricht demnach 100 g Holz. 1 fm Holz wiegt 600 kg und kostet DM 60.-, 1 kg Holz DM -.10. Demnach verursacht 1 kg Honigtau einen Holzverlust im Werte von DM -.01. Nach ZWÖLFER (1952) und ZEBELEIN (1954) erzeugen die Läuse in einem Hektar 60-jährigen Fichtenwald jährlich 400-700 kg Honigtau, was einem Wert von DM 4.- bis 7.- entspricht. Jährlich aber wachsen auf dieser Fläche mindestens 6 fm Holz zu, also für DM 360.-. Der Verlust durch Honigtauerzeugung beträgt somit 1-2 % des Wertzuwachses.

Ein Lausbaum kostet im Jahr je nach der Stärke der Lauspopulationen zwischen 1 und 75 DPfg; ein mittelgroßes Ameisennest mit einem Jahresbedarf von 50 bis 100 kg Honigtau verbraucht für DM -.50 bis 1.-. Gerechtfertigt sind die Auslagen dort, wo die Ameisen im vorbeugenden Forstschutz das leisten, was wir von ihnen erwarten. In zahlreichen Kahlfraßgebieten, vor allem der Forleule (EIDMANN, 1927), hielten natürliche Ameisenkolonien die Bäume ihres Wohnbezirkes grün, in bedrohten Revieren mindern sie die Schädlingsdichte in der Nähe der Nester (WELLENSTEIN, 1954, b) und schleppen hunderttausende von Schädlingen ein (WELLENSTEIN, 1954, a; BRUNS, 1954). Welchen Erfolg künstlich in großer Menge angesiedelte Völker haben (WELLENSTEIN, GÖSSWALD), werden die kommenden Jahre zeigen.

D. — ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

In vier weit voneinander entfernt liegenden Revieren — Oberschwaben, Nordbaden, Südpfalz und Eifel — wurde der Massenwechsel einiger Honigtau liefernder Baumläuse untersucht.

Jede Laus hat einen spezifischen Massenwechsel, der im Frühjahr stark von Ameisen gefördert wird. Der weitere Ablauf der Populationsbewegung scheint mehr vom physiologischen Zustand der Wirtspflanze abzuhängen. In Mischbeständen war zu beinahe allen Monaten der Vegetationsperiode eine der Lausarten besonders zahlreich vertreten.

Künstliche Ameisenvölker wachsen umso besser, je mehr Lausbäume sie besuchen. Auf einem alten Kahlschlag kümmerten Ameisennester an strauchfreien Stellen, die zu spät lediglich mit Fichten aufgeforstet wurden. Sie gediehen aber prächtig, wohnten die Läuse auf heranwachsendem jungen Mischwald reichhaltige Nahrung boten.

Starke Lauspopulationen können junge Fichten und Buchen töten, an anderen Holzarten konnten bisher keine offensichtlichen Schäden festgestellt werden.

Zuwachsverluste an alten Bäumen, die sich nach der Honigtauproduktion errechnen lassen, sind nachweisbar und müssen als Preis für den Nutzen der Ameisen betrachtet werden.

Alle gewonnenen Ergebnisse gelten nur für das Jahr 1954. Allgemein gültige Aussagen sind nach den Untersuchungen in nur einer Vegetationsperiode nicht möglich. Um zu einigermaßen sicheren und praktisch verwertbaren Resultaten zu kommen, müssen die Beobachtungen im Freien noch fortgesetzt und durch Versuche im Labor ergänzt werden.

Mein herzlicher Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die großzügige Unterstützung, Herrn Forstmeister Dozent Dr. Dr. G. WELLENSTEIN für die unermüdliche Förderung dieser Arbeit mit Rat und Tat, den Kollegen von der Forstschutzstelle Südwest, besonders Herrn Assessor J. BÜTTNER, für freundschaftliche Hilfeleistungen

und nicht zuletzt den Forstmeistern und Revierförstern, in deren Wäldern ich arbeiten durfte, für ihr freundliches Entgegenkommen.

Summary.

The regular food of the small red wood-ant *Formica rufa*, an ant which is a significant factor in forest-protection, are the sugar-containing secretions of numerous types of wood-aphids. These aphids live on almost all trees and bushes in the forest. Particularly in connection with the artificial dissemination of ants it is important to know the change of number of the insects delivering honey-dew, as well as the biotic and abiotic factors which influence this change. To judge the significance of the ants, we must also look for damages which might be the result of a large aphid-population on the trees. 6 *Lachnus* and 2 aphid-types on fir, pine, larch, oak, beech, willow, and birch were examined. Aphid populations which live within the sphere of ants have a greater number of individuals than those farther away from nests because of the care which is given to the aphids by the ants, especially in springtime. Their increase is promoted by the care for their eggs and fundatrices. Later other factors check the change of number. The movements of population of each examined aphid-type have characteristic properties. From fir-aphids which lay only a few eggs to the *Pterochlorus*-species with their mass production of eggs we find all nuances. The losses during the winter were of different degrees. The size of the spring-population was dependent on the number of eggs as well as on the loss during the winter. The population of the aphids was large, it was fairly till very small regarding the lachnids, which reached large population numbers only in the summer. Pine- and birch-aphids increased, when the number of population at a certain time had not reached an extreme point—larch-aphids increased, when the point was surpassed. Probably the host-plants influence the mass-breeding of the aphids.

In young forests there were aphids delivering honey-dew in great numbers during all months of the vegetation-period of 1954 only in those forests where the trees are mixed. To all appearances the case was the same in earlier years.

Ant-colonies which were heavily damaged by complete deforestation during the years 1946-48 remained living because of aphids on various young trees which gave them food. They remained small at places with but a few shrubs, where only years later pine-trees were planted; yet they grew well at places where the "cleaning-flora" with different kinds of trees had remained standing.—In a unitary fir-tree forest the growing of artificially planted antnests was in distinct relation to the number of the visited aphid trees.

Direct damage of plants by wood-ants is very small. The lachnids, however, regarded as harmless, are able, if there is a great number of them, to stop the growing of younger trees and under certain circumstances to kill small plants partly or even completely. Loss of growth in old trees which can be estimated by the production of honey-dew are demonstrable, yet needs an examination on a broader basis. In any case this loss must be regarded as the price which has to be paid for the work of the ants.

Résumé.

La nourriture constante des petites Fourmis rouges de forêt (*Formica rufa*), qui jouent un rôle important dans les mesures préventives de protection forestière, est constituée par les sécrétions sucrées de nombreuses espèces d'Aphides qui vivent sur presque tous les arbres et buissons poussant dans les forêts. Il est surtout important de connaître, en corrélation avec la propagation artificielle des Fourmis, les variations qui peuvent se présenter dans le nombre de ces fournisseurs de rosée de miel, ainsi que les

facteurs biotiques et abiotiques qui les déterminent. Pour porter un jugement sur l'utilité des Fourmis, il faut aussi rechercher l'étendue des dégâts que de fortes populations d'aphides peuvent occasionner sur les arbres. On a examiné dans ce but 6 *Lachnus*, 2 espèces de Pucerons de feuilles sur des épicéas, des pins, des mélèzes, des chênes, des hêtres, des saules, des bouleaux.

Les populations des Pucerons qui vivent dans le domaine des Fourmis sont nettement plus riches en individus que celles qui vivent loin des nids, car surtout au printemps les fourmis contribuent à l'augmentation des Pucerons en soignant leurs œufs et fondatrices. Plus tard, d'autres facteurs interviennent dans les variations de la densité des Pucerons. Les mouvements de population de chaque espèce des Aphides examinées présentent des particularités qui caractérisent chaque espèce. On passe par toutes les transitions, depuis les Pucerons de l'épicéa qui ne pondent que des œufs isolés jusqu'à l'espèce *Pterochlorus* avec ses véritables colonies. L'importance des pertes hivernales était très variable.

La densité des populations de printemps dépendait du nombre des œufs et des pertes hivernales. Elle était très forte chez les Pucerons de feuilles, relativement très faible chez les Lachnides, qui n'atteignaient leur plus fort chiffre de population qu'au cours de l'été. Les Pucerons de pins et de bouleaux augmentaient tant qu'à une certaine époque le chiffre de population n'avait pas atteint une valeur limite, ceux des mélèzes augmentaient quand cette valeur limite se trouvait dépassée. Il est vraisemblable que les plantes jouent un rôle dans les variations de quantité de pucerons.

Dans les jeunes plantations, il n'y a eu des Pucerons fournisseurs de rosée sucrée en quantité suffisante, pendant tous les mois de la période de végétation 1954, que là où les populations étaient mélangées. Il est probable qu'il en était de même les années précédentes. Les colonies de Fourmis fortement endommagées à la suite de déboisements systématiques des années 1946-1948 n'ont pu rester en vie que parce que des Pucerons de différents jeunes arbustes leur ont fourni leur nourriture. Les populations restèrent faibles dans les zones dépourvues de buissons et replantées par la suite uniquement d'épicéas; elles prospérèrent au contraire là où la coupe florale repoussait dans toute sa variété. Dans une forêt ne comportant que des épicéas, on a pu constater que la croissance de nids de fourmis constitués artificiellement dépendait nettement du nombre d'arbres à pucerons visités.

Les dégradations que les fourmis des forêts peuvent causer directement sur les plantes sont minimes. Pourtant, les Lachnides, considérées comme inoffensives, peuvent en grande masse entraîner une perte de croissance des jeunes arbres et, suivant les circonstances, occasionner la mort totale ou partielle de petites plantes. On peut démontrer aussi une perte de croissance des vieux arbres qui peut s'estimer d'après la production en rosée sucrée, mais il reste encore à soumettre cette constatation à un examen à grande échelle. De toute façon, il faut accepter ces pertes de croissance comme prix des services rendus par les fourmis.

SCHRIFTTUM

1951. BONNEMAISON (L.). — Thèses Fac. Sciences de l'Université, Paris.
 1954. BRUNS (H.). — *Forstwiss. Cbl.*, **73** (1/2), 35.
 1927. EIDMANN (H.). — *Anz. f. Schädlingskde*, **5**.
 1951. GÖSSWALD (K.). — Die Rote Waldameise im Dienst der Waldhygiene, Metta Kinau Verlag, Lüneburg.
 1928. WELLENSTEIN (G.). — *Z. angew. Entomol.*, **14** (1), 1. — 1929. Manuskript. — 1930. *Z. Morph. u. Oekol. Tiere*, **25**, 737. — 1952. *Z. f. Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz*, **59** (11/12), 430. — 1954, a. *Z. angew. Entomol.*, **36** (2), 185. — 1954, b. *Beitr. z. Entomol.*, **4** (2), 117.
 1954. ZOEBELEIN (G.). — *Z. Angew. Entomol.*, **36** (3), 358.

1952. ZWÖLFER (W.). — Verhandl. d. dtsh. Ges. f. Angew. Entomol. auf d. 12. Mitglv. Frankfurt.

Weiter Literatur-Hinweise in den angeführten Arbeiten.

DISCUSSION

Dr. KLOFT. — Am interessantesten ist in den Ergebnissen die Kurve der Populationsdichte mit einem doppelten Gipfel im Mai-Juni und dann wieder im August-September. Das deckt sich mit den Erfahrungen, die an blattsaugenden Aphiden gewonnen wurden; ich verweise auf die Arbeiten von BONNEMAISON. Der Massenwechsel steht somit in engstem Zusammenhang mit dem physiologischen Zustand der Wirtsbäume; der frühjährliche Gipfel ist mit dem vermehrten Transport an löslichem Stickstoff während der Wachstumsperiode verknüpft, der spätsommerliche bzw. herbstliche Gipfel ist durch die Einlagerung von Reservestoffen in die Speichergewebe, etc., bedingt. Ich glaube nicht, daß der steile Abfall einer Massenvermehrung an Jungbäumen bei hoher Ausgangszahl an Wintereiern auf die Räuber und Parasiten zurückzuführen ist, er dürfte vielmehr mit N-Konkurrenz primär erklärbar sein. Die Lachnidenfeinde vollenden nur den Zusammenbruch.

Professor REICHENSPERGER fragt, ob der Vortragende, wie es nach dem Gesagten über den Massenwechsel der Blattläuse und deren Besuch durch *Formica rufa* erscheint, der Meinung sei, *Formica rufa* im weiteren Sinne sei eher schädlich als nützlich und verdiene wohl keinen Schutz oder Förderung. Referent verneint solche Meinung und Prof. R... weist anschliessend auf völlig positive Resultate über die Nützlichkeit hin, die Prof. ECKSTEIN und er selbst mit seinem Sohn Forstmeister R... in früheren Jahren machten; die Erheblichkeit des Nutzens könne allerdings je nach Örtlichkeit und Jahreszeit verschieden sein.

ANTWORT. — Es war keineswegs beabsichtigt, etwas gegen die Ameisen zu sagen. Aber man müsse doch wohl, um den wirklichen Nutzen der Ameisen ermitteln zu können, auch über Schäden sprechen, die durch starke Lauspopulationen an Bäumen entstehen können.

Professor Dr. PRELL, Dresden-Tharandt, fragte an, ob man sich die Populationsbewegungen der Rindenläuse nicht *allein von der Wirtspflanze* gesteuert denken könnte.

ANTWORT. — Das trifft im Sommer und im Herbst wahrscheinlich uneingeschränkt zu. Im Frühling aber schützen die Ameisen die Eier und die jungen Fundatrices im Bereich der Nester. Für den weiteren Massenwechsel ist es entscheidend, ob die Populationen aus einigen wenigen Fundatrices, oder — dank Ameisenschutz — aus vielen hervorgeht.

LA NIDIFICATION CHEZ LES ESPÈCES FRANÇAISES DU GENRE *CREMASTOGASTER* LUND (HYMENOPTERA — FORMICOIDEA)

par

J. SOULIÉ

Laboratoire de Zoologie appliquée, Faculté des Sciences, Toulouse (France).

Sur trois espèces de *Cremastogaster* vivant en France, l'une est essentiellement lignicole : *Cremastogaster scutellaris* OL., une autre exclusivement terricole : *Cremastogaster sordidula* NYL., et les processus de nidification de la troisième espèce : *Cremastogaster auberti* EM., peuvent être considérés comme faisant la transition entre ceux des deux autres espèces.

1^o NIDIFICATION DE *Cremastogaster scutellaris*.

C'est l'espèce lignicole : sur une centaine de nids examinés, un seul n'était pas construit dans du bois (c'est le nid décrit plus bas sous le nom de nid du quatrième type). Nous avons été amenés à classer les nids de *Cremastogaster scutellaris* en plusieurs types d'après leur architecture.

Premier type. — La colonie est installée dans un arbre vivant, en bon état. Le nid est alors construit dans des anfractuosités de l'écorce ou dans l'épaisseur même de l'écorce. Les trous d'entrée et de sortie sont creusés à travers l'écorce par les fourmis elles-mêmes. Ces nids sont très peu profonds (car ils n'entament jamais le bois), mais ils peuvent, par contre, être très étendus. Nous avons trouvé plusieurs nids de ce type, uniquement sur des *Pinus* (*Pinus sylvestris* en forêt de Bouconne, près de Toulouse; *Pinus pinea* dans les environs de Banyuls-sur-Mer) (1).

Deuxième type. — La colonie est installée dans un arbre vivant, mais en plus ou moins mauvais état. C'est le type de nid de loin le plus fréquemment rencontré dans la nature.

Ces nids peuvent être plus ou moins profonds selon la nature du bois, son état et l'ancienneté de la colonie. Les fourmis utilisent en général des cavités et des trous de sortie creusés par d'autres insectes (Coléoptères xylophages en particulier). Leur contribution à l'architecture du nid se

(1) Nous avons aussi trouvé de petites colonies ou des fragments de colonies (mais à l'époque de la récolte, sans couvain ni ♀) dans des cônes de *Pinus pinea*. Quand le cône sèche, il tombe à terre (nous avons aussi trouvé des colonies dans de tels cônes secs et nous sommes alors ramenés à des nids du deuxième type).

borne à l'aménagement de ces cavités (par exemple : recouplement des cavités trop vastes à l'aide de cloisons de sciure agglomérée de salive) et au creusement de petites galeries de raccordement faisant communiquer ces cavités entre elles.

Nous avons trouvé de tels nids dans les essences les plus diverses : Pin

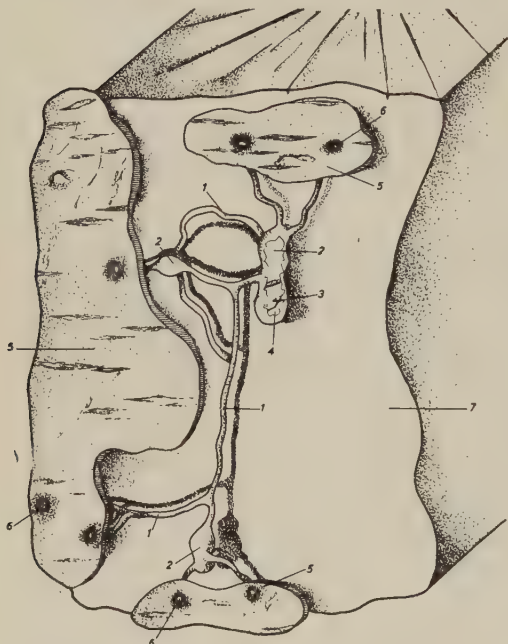


Fig. 1. — *Cremastogaster scutellaris*. Coupe semi-schématique d'un nid du deuxième type creusé dans un vieux tronc de cerisier (Toulouse); 1, Galeries principales de communication; 2, Chambres secondaires contenant du couvain et des larves (de façon non permanente); 3, Cloisons de sciure agglomérée; 4, Chambre de la femelle; 5, Écorce; 6, Trous de sortie; 7, Tronc du Cerisier.

sylvestre (*Pinus sylvestris*), Pin pignon (*Pinus pinea*), Pommier (*Malus communis*), Cerisier (*Cerasus cerasus*), Figuier (*Ficus carica*), Robinier (*Robinia pseudoacacia*), Amandier (*Amygdalus communis*), Olivier (*Olea europea*), Chêne vert (*Quercus ilex*). Exemple : la fourmilière était installée dans un vieux cerisier, encore vivant. Au centre du nid se trouvait une grande chambre d'environ 80 mm de long sur 15 mm de large en moyenne. Cette cavité était recoupée par deux cloisons de sciure agglomérée. La femelle, accompagnée d'ouvrières et d'œufs, se trouvait dans la chambre inférieure de cette cavité. La chambre située immédiatement au-dessus était occupée par des œufs et de très jeunes larves (fig. 1).

Troisième type. — Le matériel utilisé est du bois ouvré. La fourmilière est installée dans des poutres de maison. Il

semble bien que dans ce cas-là tout le travail de creusement (chambres, galeries, trous de sortie) soit effectué par les fourmis elles-mêmes. Dans plusieurs cas les entrées du nid sont abritées dans les fissures existant souvent au point de contact entre les poutres et le ciment des murs. De façon générale, le nid est assez concentré.

Quatrième type. — Ce type de nid est assez aberrant et n'a été rencontré qu'une fois. Exemple : station de la Montagne de La Clappe, près de Narbonne-Plage. Une fourmilière très peuplée était installée dans des fragments de roches calcaires creuses, perforées de multiples galeries. Cependant, les cavités entre les roches étaient tapissées d'un matelas d'aiguilles

de Conifères plus ou moins agglomérées. Certaines cavités à l'intérieur des pierres (il fallait casser la roche au marteau pour les découvrir), de dimensions trop vastes, étaient divisées par des cloisons de sciure et de salive comme dans les nids du deuxième type. De même, certains orifices donnant accès vers l'extérieur étaient obstrués de la même manière.

D'ailleurs, quand on récolte des ouvrières de *Cremastogaster scutellaris* et qu'on leur donne au laboratoire des matériaux divers (terre pulvérulente ou terre humide mêlée de graviers, ramilles d'arbustes de diverses tailles, aiguilles de Conifères, boîtes d'allumettes, etc.) pour réédifier leur nid, dans tous les cas leur préférence va aux gros fragments d'écorce perforés au préalable, et ceci quel que soit le type de fourmilière d'où proviennent ces ouvrières.

2^o NIDIFICATION DE *Cremastogaster sordidula*.

Il ne nous a été possible d'examiner qu'un nombre plus restreint de nids. Cette fourmi paraît avoir un mode de nidification exclusivement terricole. Les nids sont creusés dans le sol parmi la pierraille. Souvent une pierre plate recouvre les entrées du nid. Les nids rencontrés sont peu profonds et ne paraissent présenter, au point de vue architectural, aucun point remarquable par rapport aux autres fourmilières d'espèces terricoles (sauf peut-être la sécheresse du sol où ils sont creusés, mais ceci n'a rien d'étonnant, les *Cremastogaster* dans leur ensemble étant, tout au moins pour les espèces circum-méditerranéennes, adaptés parfaitement à un régime xérothermique).

3^o NIDIFICATION DE *Cremastogaster auberti*.

Il est difficile pour cette espèce de séparer l'étude de la nidification de celle du régime alimentaire et du champ trophoporique. En effet *Cremastogaster auberti* nidifie dans le sol fortement caillouteux (comme *Cremastogaster sordidula*), mais à proximité de plantes buissonnantes dont les racines nourrissent des Homoptères radicaux exploités par les Fourmis.

Nous avons été conduits à classer les nids en trois types principaux d'après l'étendue du champ trophoporique entourant ces nids.

Premier type. — C'est le type de nid dont le champ trophoporique est le plus étendu. En général, ce nid est protégé par une grosse pierre sous laquelle sont situées les entrées du nid. Les ouvrières exploitent divers pieds de plantes sur les racines desquelles sont fixés des Homoptères. Il n'y a pas de colonnes, mais les ouvrières butineuses se rendent sur les plantes exploitées, à la surface du sol, par petits groupes de fourrageurs ou isolément. Ce type de nid est facilement repérable, car toute l'activité des ouvrières à la recherche de la nourriture se fait sur le sol (les plantes exploitées étant au moins à 2 m des entrées de la fourmilière). *Exemple*: station du Troc, Banyuls-sur-Mer. Les entrées du nid placées sous une grosse pierre étaient

situées à une distance supérieure à 2 m de tout pied de Passerine (dans la station du Troc, les *Cremastogaster auberti* paraissent exploiter uniquement des Homoptères radicales sur *Passerina hirsuta*. Une fois nous avons observé des ouvrières entourant une *Icerya purchasi*, d'ailleurs fixée aussi sur une tige aérienne de Passerine au-dessus d'un nid du deuxième type). Il existait uniquement des galeries souterraines de communication entre



Fig. 2. — *Gremastogaster auberti*. Coupe semi-schématique dans un nid du type n° 1 ; 1, Pierres ; 2, Galeries principales de communication ; 3, Chambres secondaires ; 4, Entrées du nid ; 5, Chambre de la femelle.

de petites chambres dont le toit était souvent constitué par une pierre. La chambre où se trouvait la femelle était située sous un gros caillou, à peu de distance de la surface (fig. 2, coupe dans un nid de ce type).

Deuxième type. — Le champ trophoporique est très réduit. Le nid est creusé dans les racines mêmes de l'arbuste ou de la touffe végétale portant les Homoptères nourriciers de la colonie. Des éléments végétaux : débris de feuilles, écailles foliaires, brindilles, etc., servent à construire une partie des superstructures du nid, en particulier des auvents sur les entrées du nid. Un nid de ce type est difficile à déceler, car le champ trophoporique est à peu près entièrement souterrain et l'on ne trouve presque pas d'ouvrières aux alentours de la fourmilière. *Exemple* : nid fouillé à la station du Troc (Banyuls-sur-Mer) ; sur une falaise, à proximité de la mer. Le champ tro-

phoporique était réduit au minimum. Le nid était creusé dans le sol entre les racines d'une touffe de *Passerine*. L'entrée principale du nid était protégée par un bourrelet de terre plus ou moins agglomérée et entremêlée de débris végétaux. Tout le nid était recouvert d'un amas assez informe



Fig. 3. — *Cremastogaster auberti*. Coupe semi-schématique dans un nid du type n° 2 ; 1, Bourrelet de terre protégeant l'entrée principale du nid ; 2, Tige aérienne de *Passerina hirsuta* ; 3, Entrée secondaire ; 4, Amas d'écaillés foliaires de *Passerine* protégeant la totalité du nid à l'extérieur ; 5, Coupes longitudinales de galeries de communication ; 6, Coupes transversales de galeries de communication ; 7, Galeries servant à l'exploitation des Homoptères fixés sur les racines ; 8, Chambres à couvain et à larves ; 9, Pierre formant le toit de la chambre de la femelle ; 10, Chambre de la femelle.

d'écaillés foliaires de *Passerine*. Les logettes à couvain, à larves, à nymphes étaient étagées entre les racines du buisson. La loge de la reine était à l'abri d'une pierre. La profondeur du nid se tenait autour d'une moyenne de 20 à 30 cm (fig. 3, coupe semi-schématique du nid). Sur un des côtés du dôme était construite une « étable » à Homoptères pour quelques insectes installés à la base d'une tige. Cette « étable » était formée

de terre entremêlée de débris végétaux. Le tout était recouvert d'un toit d'écailles de Passerine (fig. 4, coupe dans une « étable » à Homoptères dans les superstructures du nid de deuxième type). Cette construction

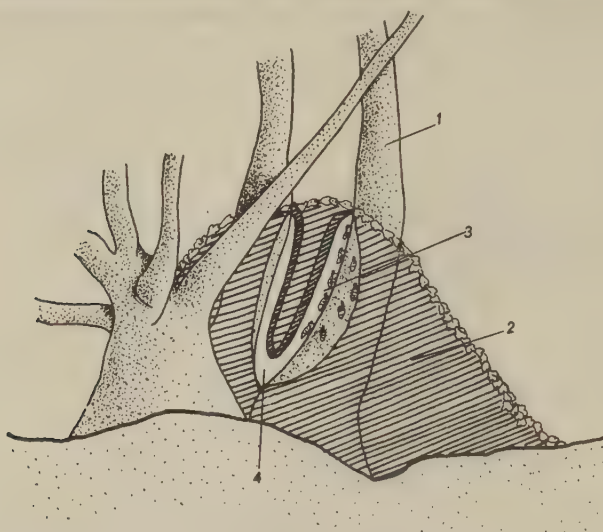


Fig. 4. — *Cremastogaster auberti*. Coupe semi-schématique dans une « étable » à Homoptères construite dans les superstructures d'un nid du type n° 2. 1, Tiges de Passerine ; 2, Amas en dôme de débris végétaux et d'écailles foliaires de Passerine ; 3, Homoptères fixés ; 4, Étable à Homoptères.

absolument exceptionnelle n'a été rencontrée qu'une fois, sur une quarantaine de nids examinés.

Troisième type. — Le champ trophoporique est de moyenne étendue. C'est un type intermédiaire entre le premier et le deuxième. Le nid est situé dans le sol, sous des pierres ou dans des entrelacs de racines, près d'un ou plusieurs pieds de plantes à Homoptères radicaux. Il y a à la fois des galeries d'exploitation souterraines et des pistes de chasse à la surface du sol. *Exemple* : station du Troc. Le champ trophoporique était d'étendue moyenne ; les entrées du nid étaient situées sous une pierre plate et les ouvrières butineuses exploitaient deux pieds de Passerine situés respectivement à 35 cm et 40 cm de l'entrée du nid. Il existait des galeries souterraines conduisant à ces pieds de Passerine et autour de leurs racines tout un réseau complexe de galeries d'exploitation des Homoptères. Mais un certain nombre d'ouvrières butineuses se rendait vers les pieds de Passerine exploités par la surface du sol (expérimentalement nous avons déterminé sur un autre nid de même type que 76 p. 100 des butineuses se rendaient vers la Passerine en circulant à la surface du sol). A l'intérieur du nid lui-même les galeries de communication les plus profondes ne s'enfonçaient pas à plus de 20 cm dans le sol (fig. 5, coupe d'un nid du troisième type).

A la station du Troc, près de Banyuls, où ces fourmilières de *Cremasto-*

gaster auberti sont réparties sur une surface d'environ 40 000 m², on trouve un mélange des nids des trois types décrits, avec bien entendu un ensemble de formes intermédiaires. Les nids se rattachant au deuxième type sont



Fig. 5. — *Cremastogaster auberti*. Coupe dans un nid du type n° 3 ; 1, Pierre à la surface du sol cachant les entrées du nid (le nid ne possède dans ce cas aucune superstructure) ; 2, Cailloux limitant le nid en profondeur ; 3, Entrées principales du nid ; 4, Tiges aériennes de *Passerina hirsuta* ; 5, Racines de *Passerina* sur lesquelles sont fixés les Homoptères radicoles qu'exploitent les Fourmis ; 6, Coupes transversales de galeries de communication de la fourmilière ; 7, Coupes longitudinales de galeries de communication de la fourmilière ; 8, Petites chambres à couvain ; 9, Grande chambre sur le côté de la fourmilière, qui, au moment de l'ouverture du nid, contenait de grosses larves ; 10, Galeries permettant aux ouvrières de gagner les galeries d'exploitation des Homoptères radicoles ; 11, « Étables » à Homoptères et galeries d'exploitation ; 12, Pistes au sol ; 13, Entrée d'une galerie d'exploitation d'Homoptères ; 14, Débris végétaux accumulés autour de la tige de *Passerina*.

de loin les plus rares, les nids des deux autres types se trouvent à peu près en égales proportions.

CONCLUSIONS

On peut donc établir (sans d'ailleurs formuler au préalable une hypothèse évolutive) une hiérarchie entre les trois espèces de *Cremastogaster* vivant en France, d'après la structure générale de leurs nids :

— Fourmis terricoles. Nids assez primitifs. Pas d'architecture typique.

Cremastogaster sordidula.

— Nids dans le sol, mais aménagements assez poussés de galeries d'exploitation d'Homoptères autour de racines. Utilisation dans certains cas de débris végétaux pour la construction des superstructures du nid.

Cremastogaster auberti.

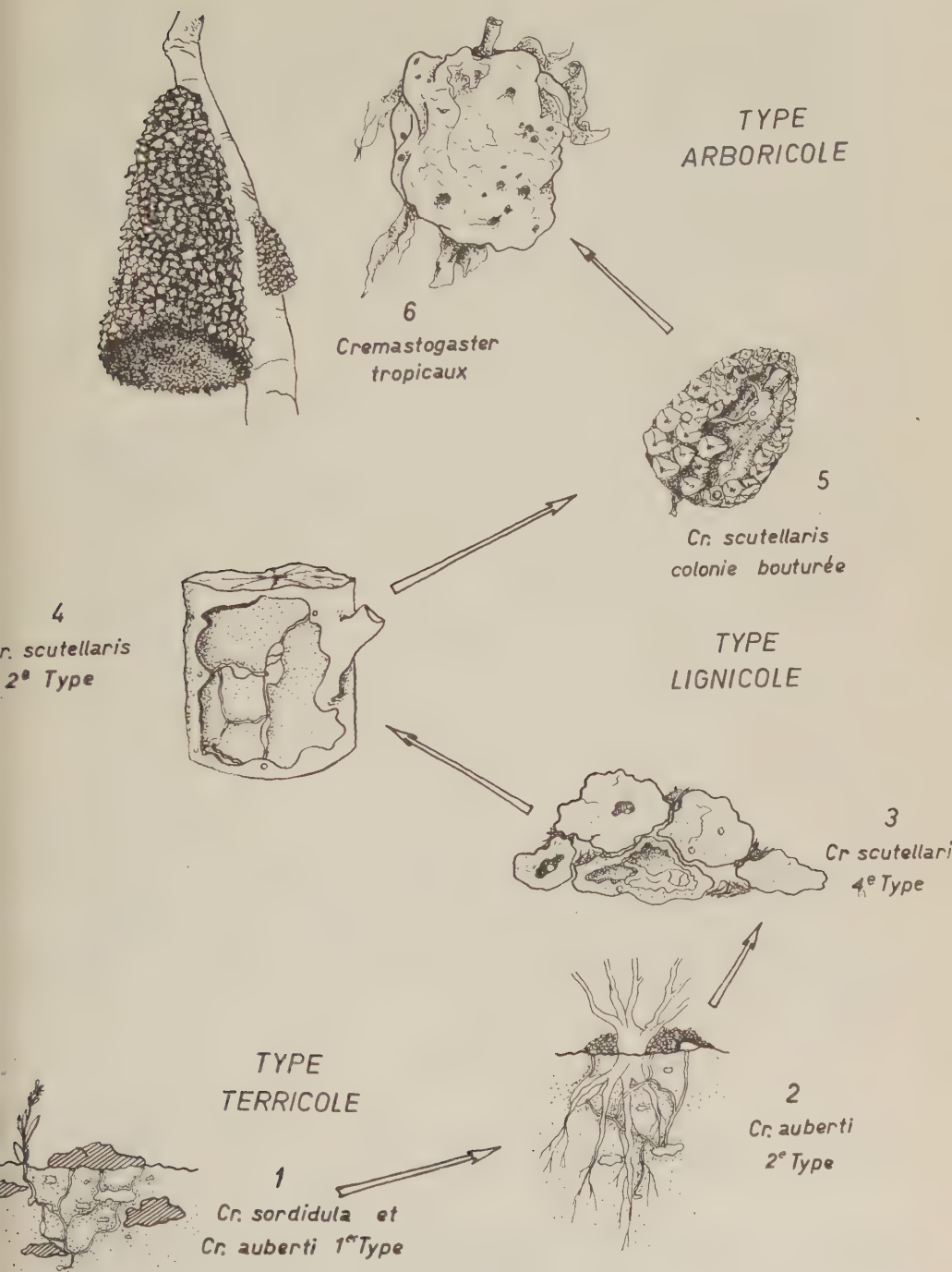
— Fourmis à peu près exclusivement lignicoles.

Cremastogaster scutellaris.

ÉVOLUTION DE LA NIDIFICATION. — Si on réserve le terme d'arboricoles aux fourmis ne creusant pas leur nid dans le bois, mais n'utilisant que des éléments végétaux pour toute l'architecture du nid (ces éléments étant plus ou moins profondément remaniés et adaptés par les ouvrières), comme par exemple les *Ecophylles* ou beaucoup d'espèces tropicales de *Cremastogaster*, etc., nous pouvons voir une tendance à cette vie arboricole manifestée par *Cremastogaster scutellaris* quand de petites colonies ou des parties de colonies (dans l'hypothèse de colonies polycaliques) s'installent au moins temporairement, dans des cônes de Pin parasol (il ne nous a malheureusement pas été encore possible de suivre le devenir des colonies installées dans ces cônes).

On pourrait admettre l'hypothèse que la forme de nidification lignicole (et à plus forte raison arboricole) est la forme évoluée. Les nids de *Cremastogaster scutellaris* sont, dans l'ensemble, mieux aménagés que ceux des autres espèces et l'on y trouve la trace de travaux collectifs (cloisons de recoupement) beaucoup plus importants que dans les nids des deux autres espèces. De plus, un autre argument, étranger à l'édification du nid et emprunté à d'autres formes de comportement, vient renforcer cette hypothèse. Des trois espèces françaises, *Cremastogaster scutellaris*, seule, forme des colonnes de récolte, ce qui, en général, est considéré comme un signe de psychisme plus élevé que la recherche de la nourriture par butineuses

Fig. 6. — Schéma résumant l'évolution de la nidification dans le genre *Cremastogaster* ; 6, *Cremastogaster* tropicaux (Afrique) : Type arboricole : Toute la colonie, ouvrières, femelle, couvain, est logée dans une construction appendue à un arbre et confectionnée avec des débris végétaux. Chez certaines espèces de Madagascar et de Côte d'Ivoire, la matière dont est composé le nid ressemble au carton fabriqué par les Guêpes cartonnières ; 5, Transition du type lignicole vers le type arboricole : Pomme de Pin (*Pinus pinea*) renfermant une petite colonie bouturée de *Cr. scutellaris* (à l'époque de la récolte il n'y avait ni couvain, ni femelle) ; 4, *Cr. scutellaris*. Nid du deuxième type. Type lignicole : Ouvrières, femelle, couvain sont logés loin du sol dans des cavités et des galeries creusées dans du bois. Aménagements des cavités en conglomérats de sciure et de salive ; 3, *Cr. scutellaris*. Nid du quatrième type. Transition entre le type lignicole et le type terricole : Ouvrières, femelle, couvain sont installés dans des cavités de pierres ; mais les aménagements de ces cavités sont faits à l'aide de débris végétaux et de sciure agglomérée comme dans l'exemple 4 ; 2, *Cr. auberti*. Nid du deuxième type. Type terricole évolué : La femelle et le couvain sont situés dans le sol, mais les ouvrières exploitent des Homoptères radicaux vivant dans le nid et une partie des superstructures du nid est constituée à l'aide d'éléments végétaux ; 1, *Cr. auberti*. Nid du premier type, et *Cr. sordidula*, tous les nids. Type terricole strict : toute la fourmilière consiste en chambres et galeries souterraines.



isolées ou en petits groupes sans cohésion. Un autre argument encore est constitué par l'importance relative des colonies : celles de *Cremastogaster scutellaris* sont de loin les plus peuplées, puis viennent celles de *Cremastogaster auberti* et enfin *Cremastogaster sordidula* ne forme que des groupements peu nombreux.

A l'aide de tous ces éléments nous pouvons essayer de tracer un tableau comparé de l'évolution de la nidification chez le genre *Cremastogaster*.

La forme la plus primitive serait la forme terricole. En France : *Cremastogaster sordidula* (en corrélation, les colonies sont faibles, le comportement des butineuses primitif).

Puis une étape est franchie avec *Cremastogaster auberti*. Le nid, toujours en terre, est mieux aménagé et des éléments végétaux sont incorporés aux superstructures du nid. Les colonies sont plus peuplées et le comportement plus évolué : exploitation d'Homoptères radicaux par galeries aménagées, constructions de protection autour de certains Homoptères.

Enfin, en France, *Cremastogaster scutellaris*, exclusivement lignicole, représente la forme la plus évoluée (colonies très peuplées, colonnes de récolte). L'intermédiaire entre le mode de nidification de *Cremastogaster auberti* et celui de *Cremastogaster scutellaris* est fourni par le nid du quatrième type de cette dernière espèce.

L'installation exceptionnelle de petites colonies bouturées ou de fragments de colonies de *Cremastogaster scutellaris* dans des cônes de Pin nous amène au type de nidification arboricole, très répandu chez les espèces tropicales de *Cremastogaster* (dont les colonies sont aussi très fortes et forment de grandes colonnes de récolte) (1).

On peut remarquer une tendance de plus en plus grande à l'utilisation de matériaux travaillés ou élaborés en passant du type terricole au type arboricole. Dans les nids de type terricole évolué de *Cremastogaster auberti* (2^e type) les ouvrières gâchent plus ou moins de la terre avec des débris végétaux pour constituer une sorte de pisé (cf, bourrelet protégeant les entrées de nids de ce type, étable aérienne à Homoptères). Dans les nids de tous types de *Cremastogaster scutellaris* nous trouvons la première étape dans la fabrication du carton (les constructions en carton caractérisant certaines espèces arboricoles de *Cremastogaster* tropicaux) avec la construction des cloisons de sciure agglomérée par de la salive.

Summary.

Of the three species existing in France, one is lignicolous (having its habitat in wood), and the other two are terricolous.

A. The construction of the nest of the *Cremastogaster scutellaris* OL is described. The species lives essentially in wood. There are 4 types of nest.

(1) Une autre tendance de *Cr. scutellaris* à mener un mode de vie arboricole peut être aussi décelée dans le fait qu'une douzaine de ♀ hibernantes ont été récoltées dans des galles de Cynipides sur un chêne. Chaque ♀ était isolée dans une galle et occupait la logette centrale du *Cynips*. Celui-ci avait disparu, certainement dévoré par la ♀, car dans les autres galles du même arbre non occupées par *Cremastogaster*, les imagos de *Cynips* étaient éclos, mais non encore sortis de leur logette.

1. The colony lives in a healthy living tree. The nest is found only in the bark.
 2. The nest is in a diseased tree and sunk to a greater or smaller extent into the wood.
 3. The ants' nest is dug into "open" wood (beams). The nest is very concentrated. The chambers are very close together and the connecting galleries are short. 4. A deviation. The ants live in limestone cavities. The only connection with the usual habitat in wood is the use of vegetable waste for lining the stone cavities.

B. The construction of the nest of the *Cremastogaster sordidula* NYL is described. The habitat exclusively in the earth. The nests show no distinction from the usual terricolous type.

C. The construction of the nest of the *Cremastogaster auberti* EM. The nests are situated in the soil, but reveal very original features in their architecture which refers back to the lignicolous species, which moreover is morphologically closely related. The nests can be divided into 3 classes according to the extension of the "champ trophoporique".

Conclusions :

From the results of these investigations the hypothesis can be expressed that the treeinhabiting species have the most highly developed way of life. As a consequence we can put the nests into the following classes:

1. The nest of *Cremastogaster sordidula*.

Exclusively terricolous way of life. The nest in the ground without any particular arrangements.

2. The nest of *Cremastogaster auberti*.

Terricolous way of life. The nest is in the soil but in certain respects is related to the lignicolous way of life.

3. The nest of the *Cremastogaster scutellaris*.

Lignicolous way of life. Nest is constructed entirely in wood.

The intermediary stages between these types of nest building shown by *Cremastogaster auberti* and *Cremastogaster scutellaris* are rare but do exist.

Zusammenfassung.

Von den 3 in Frankreich vorkommenden *Cremastogaster*-Arten ist eine holzbewohnend, während die 2 anderen Erdbewohner sind.

A. Nestbau von *Cremastogaster scutellaris* OL.

Art speziell holzbewohnend. 4 Nesttypen : 1. Typ : Kolonie wohnt in einem gesunden, lebenden Baum. Das Nest befindet sich nur in der Rinde. 2. Typ : Das Nest in einem kranken Baum, es ist dabei mehr oder weniger ins Holz eingesenkt. 3. Typ : Das Ameisennest ist in offenes Holz (Balken) eingehöhlt, es ist sehr konzentriert, die Kammern sind sehr nahe beisammen, die Verbindungsgalerien sehr kurz. 4. Typ : Aberrant. Die Ameisen leben in Höhlungen von Kalksteinen. Der einzige Hinweis auf die sonstige holzbewohnende Lebensweise ist die Verwendung von vegetabilischen Teilchen zur Ausfüllung der Steinhöhlen.

B. Nestbau von *Cremastogaster sordidula* NYL.

Streng erdbewohnend. Die Nester zeigen keine Unterschiede gegenüber sonstigen erdbewohnenden Arten.

C. Nestbau von *Cremastogaster auberti* EM.

Nester im Erdboden gelegen, jedoch in ihrer Architektur sehr charakteristische Merkmale enthaltend, die an eine holzbewohnende, übrigens morphologisch sehr nahestehende Art, *Cremastogaster scutellaris*, erinnern. Die Nester werden in 3 Klassen eingeteilt nach der Ausdehnung des „champ trophoporique“.

Schlussfolgerungen : Auf Grund der Untersuchungen kann man die Hypothese aufstel-

len, daß die baumbewohnende Lebensweise die höchst entwickelte darstellt. Folglich können wir die Nester wie nachstehend einteilen :

1. Nesttyp von *Cremastogaster sordidula* : Streng terricole Lebensweise. Nest im Boden ohne Besonderheiten.

2. Nesttyp von *Cremastogaster auberti* : Terricol. Nest im Boden, aber mit gewissen, an lignicole Lebensweise erinnernde Nestbestandteilen.

3. Nesttyp von *Cremastogaster scutellaris* : Lignicole Lebensweise. Nest ganz im Holz erbaut.

Zwischenformen zwischen den Nesttypen von *Cremastogaster auberti* und *Cremastogaster scutellaris* sind selten, kommen aber vor.

DISCUSSION

M. LE MASNE. — Quelles techniques ont été utilisées pour étudier l'architecture des nids des espèces terricoles : fouille ou moulage au plâtre ?

M. SOULIÉ. — Fouille seulement : *Cremastogaster auberti* et *Cremastogaster sordidula* nidifient dans des terrains secs, fortement caillouteux, et la fouille donne de bons résultats, car les galeries et les chambres ne s'effondrent pas.

M. KUTTER. — In Ergänzung der interessanten und detaillierten Ausführungen von Herr SOULIÉ wir u.a. darauf hingewiesen, dass, insbesondere junge Kolonien von *Cremastogaster scutellaris* sehr häufig auch in allerlei hohlen Pflanzenstengeln zu finden seien. Viele andere Ameisenarten verhalten sich gleichfalls häufig anders, als in der Litteratur geschildert wird.

Dies gibt zu der generellen Bemerkung Anlass, dass die Verhaltensforschung der Ameisen sich nicht, wie dies in den letzten Jahren häufig geschieht, vor allem darauf spezialisieren sollte, gesammelte Beobachtungstatsachen in möglichst enge Schemata zu pressen, sondern ihren Blick vielmehr auf die Möglichkeit einer überraschend grossen Mannigfaltigkeit des Verhaltens jeder Ameisenart zuwenden möchte. Ihr Ziel soll nicht die Katalogisierung, sondern die Registrierung der besonders im Ameisenleben ausgeprägten weiten Breite nicht üblichen Verhaltens sein.

Traduction de l'intervention de M. H. Kutter et intervention de M. STUMPER. — M. KUTTER voudrait mettre en garde le conférencier contre la tendance à établir une évolution de la nidification chez les fourmis, en raison de la grande variabilité de la nidification même chez une seule espèce. Les Fourmis savent, en effet, tirer parti des conditions locales et des avantages fortuits pour établir leurs nids. *Lasius niger*, typiquement terricole, peut par exemple aussi construire des nids partiellement en carton, ce qui est déjà plus prononcé pour *Lasius brunneus*. En outre, les femelles de *Cremastogaster scutellaris* établissent souvent leur nid dans des tiges creuses de ronces, et il est à admettre que la jeune colonie en émigre à un certain stade pour s'établir dans un tronc d'arbre. Je me rallie à ces

remarques de M. KUTTER et attire l'attention sur le fait que *Lasius fuliginosus*, qui construit en général des nids en carton, peut aussi devenir terri-
cole si les circonstances l'y obligent.

M. SOULIÉ. — La classification des nids de *Cremastogaster*, telle qu'elle a été donnée, n'a qu'une valeur d'indication statistique. A peu près tous les intermédiaires existent. Cependant chaque espèce marque une tendance très nette vers un mode de nidification propre : par exemple, en élevage, *Cremastogaster scutellaris* se comporte toujours dans le choix du matériel et la reconstruction du nid comme une espèce lignicole.

M. GRASSÉ estime que cette classification évolutive est valable, avec les réserves formulées.

THE MEDICAL AND VETERINARY IMPORTANCE OF THE FORMICIDAE

by

Fergus J. O'ROURKE

Professor of Zoology, University College, Cork (Ireland).

Although textbooks of medical entomology generally do not recognize ants as being of significant medical or veterinary importance, nevertheless they are associated with the transmission of disease as mechanical and cyclical vectors of organisms pathogenic to both animals and man (WHEELER, 1914; GÖSSWALD, 1938). Furthermore these insects often cause cutaneous or systemic reactions by biting or stinging. Indirectly, of course, by their transmission of plant diseases and by their culture of aphids they may seriously affect food production and so be responsible for hunger and deficiency diseases. The ubiquity of the Formicidae and the predatory nature of many species gives them an important rôle in reducing the numbers of many arthropods of veterinary and medical importance. GÖSSWALD (1938) in his important contribution to the subject devoted a section to the therapeutic significance of ants and of formic acid. As we have nothing further to add to this aspect of the problem, we may consider the subject under the following headings (1) Reactions to bites and stings. (2) Ants as mechanical vectors of disease. (3) Ants as cyclical vectors of disease. (4) The control of noxious arthropods by ants.

REACTION TO THE BITES AND THE STINGS OF THE FORMICIDAE

It is common knowledge that ants may either bite or sting or combine both methods of attack. Some of those species that bite increase the damage done by spraying formic acid into the wound. Formic acid is a caustic and damages the skin, and if it gets into the eyes it causes severe inflammation. This acid is not secreted by all species as is often believed. Indeed the bulk of the evidence indicates that only ants of the sub-family *Formicinae* secrete this acid (O'ROURKE, 1950 a).

In many parts of the world primitive people, aware of the ability of ants to bite, have used them as sutures for severe wounds. GUDGER (1925) has shown that in India the origin of this custom is lost in the mists of antiquity, and such suturing has been used as recently as during the Boer War (O'ROURKE, 1950). In most cases bites of ants are not severe and lesions caused are relatively minor. Nevertheless CHALMERS and MARSHALL (1919) reported that in Khartoum, India, *Monomorium bicolor nitidiventis* causes severe blepharitis and oedema by biting the eyelids of sleeping patients. MARTINI (1934) quotes similar

cases due to *Monomorium* spp. from various countries in which the eyelids of newborn children were bitten. HARTING (1941) reports a case in which the tympanic membrane was damaged by the bite of ants. In the south eastern United States the bob white quail suffers seriously from the attacks of the fire ant *Solenopsis geminata* (F). The birds are attacked either when the eggs begin to crack or immediately after hatching. In Georgia and Florida between 4 % and 16 % of young quails are destroyed each year (TRAVIS, 1941). Even with sodium cyanide fumigation of all ant colonies within a fifty foot (15 meter) radius of the birds nests, a mortality of 15 % has been reported from Georgia (LINDUSKA and LINDQUIST, 1952).

The sting of some species may cause severe pain and where aggressive species occur they may be very troublesome. In central Florida *Wasmannia auropunctata* (ROGER) is so aggressive that it interferes with picking and pruning in the citrus groves (SPENCER, 1941). In California a farmer lost 400 pigs in a single year as the result of the stings of an unidentified ant (HERMES, 1926). The tucandeira (*Paraponera clavata*), which is found in the tropical rain forest of Central and South America is a notoriously aggressive species with a painful sting (BEQUAERT, 1926). WEBER (1937) describes in detail his reactions to the sting of the tucandeira in Guinea and indicates that the severity of the lesions and particularly the extent of necrosis were such that a poison more toxic than formic acid must occur in the *Ponerinae*. Indeed over fifty years ago VON FURTH (1903) showed that the reaction to the stings of ants could not be due to formic acid alone. As I have previously shown (O'ROURKE, 1950 a), there is little evidence that formic acid is secreted by members of the sub-family *Ponerinae*. For many years the poison in the sting of the nettle was said to be formic acid although it is now known to be a combination of acetyl choline and histamine (EMMELIN and FELDBERG, 1947). Bee venom has been shown to contain histamine (*British Medical Journal* 1949), and hyaluronidase (MEYER, 1947) in addition to a toxin of protein nature. It might be suspected that ponerine venom may contain acetylcholine, histamine and hyaluronidase in addition to a protein toxin. It is curious that there does not appear to have been any attempt to analyse the venom of the more noxious species.

The presence of protein in the venom implies the possibility of sensitization to ant stings following repeated irregular exposure. This phenomenon is well known to result from bee and wasp stings. The reaction to the first sting is usually mild but on subsequent irregular exposure the patient reacts more and more severely and in exceptional cases death may follow a sting. An Australian newspaper report of a death following the sting of a *Myrmecia* sp. and CLELAND'S (1920) reports of deaths caused by ants of that genus, are the only fatal cases that I can find attributable to ants. MOREHOUSE (1949) reported a very severe reaction in a sergeant at Randolph Field, Texas, when "bitten" by ants. The patient was cyanotic, had considerable difficulty in breathing, and was covered with an urticarial

rash. The clinical picture was typical of severe anaphylactic shock. Unfortunately the ants were not identified, but there can be little doubt that they belonged to a stinging species, for mere mechanical damage unaccompanied by the injection of a foreign protein would be very unlikely to cause this type of reaction. It is interesting to note that the patient suffered severe local reactions after mosquito bites and that as a child he had been stung by bees and wasps although without any particular disability. WEBER (1939) reported that a sting he had received from *Paraponera clavata* in the Panama Canal Zone was much less severe than the earlier one he reported (WEBER, 1937). It is possible that in the meantime he had become desensitized although it may be that the *Paraponera clavata* in Panama differ from those in Guiana in the type of venom produced for the reactions produced in Panama always appear to be mild. SCHNEIRLA (personal communication) reports that marked differences occur in the reactions to *Paraponera clavata* bites in the Canal Zone. No taxonomic difference has been detected in the *Paraponera clavata* of the two regions although it may occur. I have recently shown that significant differences exist between the toxicity of the venoms of the American subspecies of black widow *Latrodectus mactans* Latr. although these subspecies are not strikingly different morphologically (O'ROURKE, 1955).

There is some evidence to indicate that sensitization to the venom of Hymenoptera is not species-specific. For example PRINCE and SECREST (1939) showed that a ten year old boy sensitive to bees, wasps and ants who was treated by increasing parenteral doses of whole bee extract became desensitized to the stings of all three types of Hymenoptera to which he previously reacted. This is markedly different to the situation in relation to most insect bites (cf. GORDON, 1948, for review), where sensitization is highly species-specific. As fatal reactions to bee and wasp stings are not uncommon (BOWEN, 1955; O'ROURKE, 1953), it is clearly of importance to devote further research to this phenomenon of heterologous sensitization in the Hymenoptera. It had been my intention to report some experiments on this subject; unfortunately, illness and the pressure of other work prevented the carrying out of this research in time for presentation to this meeting.

ANTS AS MECHANICAL VECTORS OF DISEASE

Considering the ubiquity of ants and their catholic tastes in food, it is surprising that so little attention has been paid to their potentiality for the mechanical transmission of pathogenic organisms. As early as 1897 HANKIN reported the occurrence of the plague bacillus, *Pasteurella pestis*, in the faeces of *Monomorium vastator* feeding on the corpses of rats and mice which had died of the plague. In 1899 NUTTAL reported that *Shigella paradysenteriae* was carried by *Solenopsis geminata*. DARLING (1913) was among the first to consider the possibility that these insects

might play a rôle in the dissemination of bacteria. WHEELER (1914) suggested that ants might carry these organisms on their legs, in their hypopharyngeal pellets or in their faeces. GÖSSWALD (1938) refers to a paper by NEWELL and BARBER (1913) who found *Iridomyrmex humilis* (Mayr) feeding on tubercle infested sputum and to another by PEUS (1933) which implicates ants in the transmission of typhoid, bacillary dysentery, tuberculosis and plague. GRIFFITHS (1942) found that in Puerto Rico *Solenopsis geminata* carried *Shigella flexneri* on their feet for more than 24 hours but for less than 48 hours after feeding on, or, walking over, infected material. There was no evidence to indicate that the organism was able to pass through the alimentary tract of the ant.

DARLING (1913) showed that the typhoid bacillus *Eberthella typhosa* (Zopf) and other bacteria could not pass successfully through the formicid alimentary tract. He suggested that formic acid in the gut was responsible for the sterilization of its contents. This explanation is highly improbable for we have seen that formic acid is not of universal occurrence in ants and in any case it is not found in the gut. Russo (1930) reports that *Pasteurella pestis* passing through the gut of ants lost its virulence. By two or three passages through guinea pigs the virulence could be recovered. PAVAN (1950) has shown that some ants contain antibiotics. These antibiotics have a very broad spectrum and are effective against a wide range of bacteria (gram positive, gram negative and acid fast). Iridomyrmecin, the best known of them, is produced by *Iridomyrmex priuosus humilis* Mayr, the well known Argentine ant (PAVAN, 1950). Antibiotic activity, in the absence of formic acid, was also shown by extracts from the heads of *Dendrolasius fuliginosus* Latr and *Lasius biocornis affinis* Sch. (PAVAN, 1950). The function of these substances in the internal economy of the ant is still somewhat of a mystery although PAVAN (1951) reported that iridomyrmecin has potent insecticidal properties and is used by the Argentine ant both for attack and defence. Iridomyrmecin is especially used against other *Formicidae* and may account for the remarkable success of this notorious pest. The whole problem was reviewed by PAVAN (1952).

Although ants have been implicated in the dissemination of viral and fungal diseases of plants only one paper has been written on the transmission of human viral disease by them. DONISTHORPE (1945) recorded that the transmission of smallpox by ants in a Middle East hospital during the Second World War. The unidentified ants were seen to carry the desquamated epithelial cells from patients in isolation wards to other wards where patients were infected by being brought in contact with the epithelial cells which contained large quantities of virus. Dr. D. R. SEATON (personal communication) found that during epidemics ants were responsible for the dissemination of smallpox virus in Egypt and it may well be that, under certain circumstances, they play an important rôle in the epidemiology of this disease.

GÖSSWALD (1939) has emphasised that *Monomorium pharonis* L. may

spread disease in hospitals. This ant is often found feeding on dead bodies, excreta, wet dressings, sputum and on the open sores of patients (GÖSSWALD, *loc. cit.*; BUSVINE, 1951). On account of its feeding habits and close association with man, he believes that it must be considered a dangerous insect. The frequency with which this species is found in many hospitals is certainly rather striking. It is liable to enter beds and irritate patients and may even bite small infants and cause them considerable distress. (BUSVINE 1951; JETTMAR, 1953.) I have been consulted by a hospital which found this species inside the sterile drums in an operating theatre.

Despite all this suggestive evidence, no properly controlled study has ever been made which clearly showed that the vector potential of *Monomorium pharonis*, or indeed any other species of ant, was of practical epidemiological significance. This is very remarkable in view of the ubiquity of ants, especially in the tropics. It must be remembered however that most species have limited feeding territories and, as a result, are unlikely to carry pathogenic organisms over long distances. It is therefore to be expected that while these insects may help to spread disease in a hospital or in a block of houses that they are unlikely to have the vector potential that an insect like the housefly has in virtue of its ability to travel rapidly and to cover appreciable distances. It is this restriction of movement to a limited foraging area that reduces the medical importance of ants and limits their vector potential to peculiar biotopes such as exist in hospital and dwelling houses.

ANTS AS CYCLICAL VECTORS OF DISEASE (INTERMEDIATE HOSTS OF HELMINTHS)

Although in 1877 FRIEDBERGER suggested that ants might be the intermediate host of the Cestode *Raillietina friedbergieri* v. Linstow, little attention appears to have been given to their possible rôle as hosts of helminths. FRIEDBERGER's guess was vindicated when *Formica rufa* L. was proved to be the intermediate host of *Raillietina friedbergieri*, a parasite of the turkey, pheasant and peacock (JOYEUX and BAER, 1936). JONES and HORSFALL (1935 and 1936) showed that in Maryland *Tetramorium caespitum* L. is the intermediate host of *Raillietina echinobothrida* (Megnin). This important cestode parasite of poultry will only develop into the infective cysticercoid stage in certain species of ant. HORSFALL (1938) found that *Pheidole vinelandica* Forel also acts as intermediate host for this tapeworm and JOYEUX and BAER (1937) showed that in the region of Marseilles the cysticercoid occurs in *Tetramorium semilave* André. *Raillietina tetragona* (MOLIN), another cestode parasite of poultry, requires *Tetramorium caespitum* as an intermediate host (HORSFALL, 1938). Recently MUIR (1954) in Britain has shown that *Myrmica rubra* L. and *Myrmica scabrinodis* Nyl. may harbour cysticercoids in the body cavity. The

solices of these cysticercoids correspond with those of *Raillietina* (*Paroniella*) *urogalli* (MODEER) a parasite of the red grouse *Lagopus scoticus* (LATHAM). Infected ants occur only on grouse moors. Cysts have been found in males, females and workers of both species. Five hundred specimens of both species from infested areas were dissected and at least eight per cent were infected. Infected ants may be recognized by the unnaturally dark chocolate colour of the entire cuticle. Most ants contain only a single parasite, but as many as 50 have been found in a *Myrmica rubra* female.

In the United States KRULL and MAPES (1952) showed that *Formica fusca* L. acts as the second intermediate host of the trematode *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi) which is an important parasite of sheep and cattle in certain areas. The ant becomes infected by eating the slime balls produced by the snail *Zebrina detrita* which is the first intermediate host. The *metacercariae* encyst in the abdomen, where as many as 103 cysts have been found in a single ant. On naturally contaminated sheep pasture as many as 35 per cent of specimens of *Formica fusca* may be infected with the hyaline colourless cysts which lie free in the abdomen. In Europe VOGEL and FALCAO (1954) have found that, in an area infested with *Dicrocoelium dendriticum*, cysts of the helminth occurred in *Formica fusca* workers. The infection rate in Europe was much lower than in the United States, since only four infected ants were found in 314 *Formica fusca* dissected. These authors were able to infect *Formica fusca*, *Formica rufibarbis* F., *Formica rufibarbis* var. *fusco-rufibarbis* Forel and *Formica gagates* Latr. by feeding slime balls to colonies of these species. *Formica rufa* L. and *Polyergus rufescens* Latr. could not be infected. The development to ripe metacercaria took at least 38 but not more than 56 days at 26° C. Sheep, a rabbit and a mouse were infected by feeding them with ripe cysts from ants.

It is clear that the myrmecologist who is aware of the possibility of ants acting as intermediate hosts of helminths will be in a position to contribute to the solution of some parasitological problems. The intermediate hosts of the majority of *Raillietina* species are still unknown and it seems likely that many new intermediate hosts remain to be discovered among the *Formicidae*.

THE CONTROL OF NOXIOUS ARTHROPODS BY ANTS

The entomophagous habits of ants make them very useful in limiting the numbers of noxious arthropods. WEST (1950) has drawn attention to the many papers on the importance of these insects as predators of houseflies. In Fiji SIMMONDS (1925) attributes the low population density of houseflies to the destruction of the immature stages by the ant *Pheidole megacephala* Fabr. Until the first decade of this century the housefly was very abundant in Fiji and acted as a vector of much ophthalmic

and enteric disease, the incidence of which declined markedly after the arrival of *Pheidole megacephala*, which had been accidentally introduced from Hawaii in 1910. Later the same author found that this species removes *Musca* eggs and young larvae from horse droppings and as many as 50 per cent of the immature forms might be destroyed in this way (SIMMONDS, 1928). PHILLIPS (1934), working on the same problem, showed that *Pheidole megacephala* attacked only the eggs and larvae and that when ants were excluded from breeding material ten times as many houseflies eggs reached the pupal stage as when ants had access to the material. In 1940, with a marked increase in the cattle population of Fiji houseflies became abundant once again. The ants are unable to walk over cattle faeces as the surface does not harden until the houseflies have hatched and the larvae have penetrated deeply into the substrate where the ants cannot reach them (SIMMONDS, 1940).

FOZZARD (Personal communication 1950) studied the predation of tsetse fly (*Glossina*) pupae in East Africa by *Pheidole* spp., an investigation which has yet to be published. Buxton (1955) reviews the effects of ants on tsetse populations.

Since ants are more abundant than most other necrophagous insects, they are primarily responsible for the removal of dead animals. BIANCHINI (1929) showed that the lesions produced by ants on corpses could be used to determine the length of exposure, and in 1929 such a method was used forensically in Sienna. Working in Texas, LINDQUIST (1942) found that ants feeding on carcasses containing the larvae of *Cochliomyia americana* C. and P. destroyed considerable numbers of the larvae. Whereas 93 percent of screwworm larvae pupated in carcasses protected from ant predation only 4.1 percent did so in unprotected carcasses. In Tadjikistan *Phleidole pallidula* Nyl. destroys large numbers of flesh fly larvae (KRYZHANOVISKII, 1944).

Mosquito eggs and pupae are known to be eaten by ants (BACOT, 1916; SEN, 1934) and rot-hole breeders may suffer severely from predation by them since DUNN (1926) found ants in 85 per cent of such habitats. BATES (1948) believes that ants are important predators of house-haunting mosquitoes.

HASE (1932) showed that *Iridomyrmex humilis* destroyed many of the reduvid bugs which act as vectors of *Trypanosoma cruzi* (Chagas), the casual organism of Chaga's disease. JAMESON (1933) reports that the bedbug (*Cimex*) population of a barracks in Gibraltar was markedly reduced by placing a nest of *Monomorium* species in the roof.

Ornithodoros moubata Murray, a vector of relapsing fever (*Borellia duttoni*), is often eaten by ants, when, engorged with blood, it has fallen off the host (SAVORY, 1930). The same fate must surely befall many trombiculid and other haemophagous mites which have delicate cuticles. It seems unlikely that many Ixodids with their well developed cuticles succumb so readily, nevertheless HOOKER, BISHOPP and WOOD (1912) report that ants are important predators of the tick *Margaropus annulatus*.

GILMOUR (1934) has shown that the well protected flea *Xenopsylla cheopis* (Rothschild) is eaten by ants under laboratory conditions. The same author suggests that ants may play an important rôle in the regulation of the population density of *Xenopsylla cheopis*. Ants are known to destroy lice in nature (HOPKINS, 1949) and have often been used to rid clothes of lice (NUTTAL, 1917; DEBREUIL, 1917). It is known that, with the exception of the Aardvark *Orycteropus afer* (Pallas), mammals whose diet consists largely of ants are not infested by lice (HOPKINS, 1949). Anting by birds is a phenomenon that we cannot but refer to although its significance is still the subject of great controversy. It is known that anting is commonest among crows and starling which are among the most heavily louse infested birds (HOPKINS, *loc. cit.*)

It is clear from our review that taking the overall picture that the family *Formicidae* is more beneficial than noxious from the medical and veterinary point of view.

CONCLUSION

Our knowledge of the medical and veterinary importance of the *Formicidae* is clearly capable of considerable expansion and it is hoped that this brief survey of the present state of our information will stimulate myrmecologists to be on the alert for additional evidence that may be very useful.

Résumé.

Bien qu'en général on n'accorde aux fourmis aucune importance médicinale, ni vétérino-médicinale, ces insectes sont cependant liés à la transmission de maladies par voie mécanique et ils interviennent dans les cycles de développement d'agents de maladie. Bien plus, les fourmis peuvent attaquer directement les animaux et les êtres humains et occasionner des lésions cutanées. La réaction aux piqûres, si celles-ci sont répétées, peut augmenter de façon sérieuse suivant le degré de sensibilité. Il semble que la sensibilité ne soit pas spéciale à l'espèce, comme c'est le cas pour les piqûres de moustiques; elle s'étend au contraire à d'autres hyménoptères, de sorte que les animaux sensibles au venin des fourmis peuvent être sérieusement et quelquefois mortellement atteints par des piqûres d'abeilles ou de guêpes.

Étant donné la fréquence de l'apparition des Formicidés et la généralité de leur quête de nourriture, on est amené à les considérer comme propagateurs mécaniques éventuels de bactéries et de virus. En fait, les preuves qui permettent de rendre les fourmis responsables de la propagation d'une maladie quelconque sont cependant insuffisantes, bien que l'on puisse admettre que jusqu'alors trop peu d'attention a été consacrée à ce problème. L'hypothèse qui admet que le contenu d'acide formique du corps empêche une propagation mécanique par l'intestin n'a qu'un fondement théorique précaire; l'isolement récent d'antibiotiques d'une série d'espèces présente plus d'intérêt. On signale l'importance épidémiologique des fourmis lors d'une certaine épidémie de variole en Afrique du Nord.

On n'accorda aussi qu'une attention insuffisante à la contribution des fourmis au cycle de vers intestinaux. On sait qu'elles constituent le milieu intermédiaire de déve-

loppement du cestode de la volaille et des perdrix ; des travaux récents aux U. S. A. et en Allemagne ont démontré que l'on peut trouver en elles les métacercaires du ver *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi), grave parasite qui fait son apparition chez les bêtes à cornes et les moutons de certaines régions.

Les recherches ultérieures chercheront à étendre leur champ d'action, à reconnaître quelles espèces interviennent dans le cycle de développement des vers intestinaux et réussiront peut-être à résoudre quelques-unes des énigmes de l'helminthologie.

La forte densité des agglomérations formicoles, surtout sous les tropiques, les rend très utiles pour débayer les déchets et évite l'accumulation de cadavres éventuellement dangereux. En outre, elles refrèment fortement l'augmentation de nombreux insectes importants du point de vue médical en se nourrissant, par exemple, de larves *Musca*, de chrysalides *Glossina* ou de certains œufs de moustiques.

Zusammenfassung.

Obwohl man allgemein den Ameisen weder medizinische noch veterinär-medizinische Bedeutung beimißt, so sind diese Insekten doch mit der Übertragung von Krankheiten auf mechanischem Wege und als Faktoren in Entwicklungszyklen von Krankheitserregern bedeutungsvoll. Darüber hinaus können Ameisen direkt Tiere und Menschen angreifen und Hautverletzungen verursachen. Die Reaktion auf Stiche kann bei Wiederholungen zunehmend ernsthaft werden nach dem Empfindlichkeitsgrade. Empfindlichkeit ist offenbar nicht artspezifisch wie im Falle der Moskitobisse, erstreckt sich aber weitgehend auf andere Hymenoptera, so daß Tiere, die für Ameisengift empfindlich sind, sehr ernsthafte und gelegentlich tödliche Auswirkungen durch Bienen- oder Wespenstiche erleiden.

Das häufige Vorkommen der Formicidae und die Allgemeinheit ihrer Nahrungssuche verleitet zum Verdacht, sie als mögliche mechanische Verbreiter von Bakterien und Viren anzusehen. Tatsächlich sind jedoch die Beweise, die die Ameisen der Ausbreitung irgendwelcher Krankheiten beschuldigen, unzulänglich, obgleich man vermutet, daß diesem Problem unzureichende Aufmerksamkeit gewidmet wurde. Die Annahme, daß der Ameisensäuregehalt des Körpers eine mechanische Übertragung durch den Darm verhindert, hat nur dürftige theoretische Grundlagen, die kürzlich erfolgte Isolation von Antibiotica aus einer Reihe von Arten hat mehr Bedeutung. Die epidemiologische Bedeutung der Ameisen während bestimmter Blatternepidemien in Nord-Afrika wird beschrieben.

Unzureichende Aufmerksamkeit wurde auf die Rolle der Ameisen als Teilnehmer an Zyklen von Eingeweidewurm-Parasiten gerichtet. Man weiß von Ameisen, daß sie als Zwischenwirte von Cestoden des Hausgeflügels und von Rebhühnern fungieren und neuere Arbeiten in den U. S. A. und Deutschland haben nachgewiesen, daß sich in ihnen die Metacercarien des Plattwurms *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi) finden, ein wichtiger Parasit der bei Rindvieh und Schafen bestimmter Gebiete vorkommt.

Zukünftige Forschungen sollten das Gebiet ausdehnen, welche Arten in den Entwicklungszyklus der Eingeweidewürmer-Parasiten eingreifen und sollten vielleicht einige Rätsel der Helminthologie lösen.

Die hohe Populationsdichte der Ameisen, besonders in den Tropen, macht sie als Abfallbeseitiger nützlich und verhütet die Anhäufung von möglicherweise gefährlichen Kadavern. Außerdem halten sie die Vielzahl medizinisch wichtiger Insekten streng im Zaum z. B. durch Verzehren von *Musca*-Larven, *Glossina*-Puppen und einigen Moskitoeiern.

REFERENCES.

1916. BACOT (A. W.). — Report of the Entomological Investigation Undertaken for the Commission for the year 1914-1915 (*Rpt. Yell. Fev. Comm.*, **3**, 1-191).
1949. BATES (M.). — The Natural History of Mosquitoes, New-York.
1926. BEQUAERT (J.). — Medical Report of the Rice, Harvard Expedition to the Amazon, 1924-1925.
1929. BIANCHINI (G.). — Contributo Pratico Experimentale allo Studio della Fauna Fauna Cadaverica (*Atti. R. Accad. Fisiocritici Sienna Ser.* **10**, **4**, 97-106).
1949. British Medical Journal. — Bee Stings (*Brit. Med. Journ.*, **1**, 1061).
1951. BOWEN (R.). — Insects and Allergic Problems (*Southern Med. Jour.*, **44** [9], 836-841).
1951. BUSVINE (J. R.). — *Insects and Hygiene*, London.
1955. BUXTON (P.-A.). — The Natural History of Tsetse Flies, London.
1919. CHALMERS (A. J.). MARSHALL (A.). — Œdema of the eyelids caused by ants (*J. Trop. Med. and Hyg.*, **22**, 117).
1912. CLELAND (J. B.). — The Relationship of Insects to Disease in Man in Australia (*Rept. Govt. Bureau. Microbiol. N. South. Wales*, 141-148).
1913. DARLING (S. F.). — The Part Played by Flies and other Insects in the Spread of Infectious Diseases in the Tropics (*Trans. XV Int. Congr. Hyg. Demogr. Sect. V.*).
1917. DEBREUIL (G.). — Les Poux et le Chemineau (*Bull. Soc. Nat. Acclimat. Fr.*, **64**, 318-322).
1945. DONISTHORPE (H.). — Ants as Carriers of Disease (*Ent. Mon. Mag.*, **81**, 185).
1926. DUNN (L. H.). — Mosquitoes bred from dry material taken from holes in trees. (*Bull. Ent. Research.*, **17**, 183-187).
1947. EMMELIN (N.), FELDBERG (W.). — The Mechanism of the Sting of the Common Nettle (*Jour. Physiol.*, **106**, 440-455).
1877. FRIEDBERGER (F.). — Bandwurmseuche unter den Fasanen (*Zeit. Vet. Wochensch.*, **5** [3], 97-112).
1903. FURTH (O. von). — Vergleichende Chemische Physiologie der Niederen Tiere, Jena.
1934. GILMOUR (C. C. B.). — Bubonic Plague, Rats and Flies in Singapore (*Malayan Med. J.*, **9** [4], 177-181).
1948. GORDON (R. M.). CREWE (W.) — The Mechanisms by which Mosquitoes and Tsetse Flies Obtain their Blood Meal, the Histology of the Lesions Produced and the Subsequent Reactions of the Mammalian Host: Together with Some Observations on the Feeding of *Chops* and *Cimex* (*Ann. Trop. Med. Paras.*, **42** [3/4], 334-356).
1938. GÖSSWALD (K.). — Über die Hygienische Bedeutung der Ameisen (*Zeit. Hyg. Zool. u. Schad.*, **30**, 202-213 and 264-269). — 1939. Über die Pharaon-Ameise *Monomorium pharaonis* L. und ihre Bekämpfung (*Zeit. Hyg. Zool. u. Schad.*, **31**, 14-129 and 161-172).
1942. GRIFFITHS (S. D.). — Ants as Probable Agents in the Spread of *Shigella* Infections (*Science*, **96**, 271-272).
1925. GUDGER (E. W.). — Stitching Wounds with the Mandibles of Ants and Beetles. A Minor Contribution to the History of Surgery (*J. Amer. Med. Assoc.*, **84**, 1861-1864).
1932. HASE. (A.) — Beobachtungen an venezolanischen *Triatoma* Arten sowie zur Allgemeinen Kenntnis der Familie der *Triatomidæ* (*Zeit. f. Parasitenkunde*, **4**, 585-652).
1941. HARTUNG (F.). — Lesion of tympanic membrane due to bite (*Rev. Basil de otorino-laring.*, **9**, 171-172).
1926. HERMES (W. B.). — *Medical and Veterinary Entomology*, 2nd Ed., New York.
1912. HOOKER (W. A.), BISHOPP (F. C.) and WOOD (H. P.). — The Life History and Bionomics of some North American Ticks (*Bull. U. S. Dept. Agric. [Ent.]*, **106**, 122-180).

1938. HORSFALL (M. W.). — Observations on the Life History of *Raillietina echinobothrida* and of *R. tetragona*. (*J. Parasitol.*, **24**, (5), 409-421.)
1949. HOPKINS (G. H. E.). — The Host-Associations of the Lice of Mammals (*Proc. Zoo. Soc. London*, **119**, 387-604).
1933. JAMESON (G. E.). — An Experiment to Exterminate Bugs from Infested Buildings (*J. R. Army Med. Corps*, **60**, 130-139).
1935. JETTMAN (H. M.). — *Wien. klin. Wochenschr.*, **48**, 700.
1935. JONES (M. F.), HORSFALL (M. W.). — Ants as Intermediate Hosts for Two Species of *Raillietina* parasitic in Chickens (*J. Paras.*, **27**, 442-443). — 1936. The Life History of a Poultry Cestode (*Science*, **83**, 303-305).
1936. JOYEUX (CH.), BAER (J. G.). — *Faune de France : 30 Cestodes*, Paris. — 1937. Recherches sur l'évolution des Cestodes de Gallinacés (*C. R. Acad. Sci. Paris*, **205**, 751-753).
1952. KRULL (W. R.), MAPES (C. R.). — Studies on the Biology of *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819), Loss, 1899. Including its Relation to the Intermediate host *Cionella lubrica*. VII. The Second Intermediate Host of *Dicrocoelium dendriticum* (*Cornell Vet.*, **42** [4], 603-604).
1944. KRYZHANOVSKII (O.). — Predatory Beetles of Tadjikistan which Destroy the Larvae of Flies (*Med. Parasit. and Parasitic. Dis.*, **13**, 73-78).
1942. LINDQUIST (A.). — Ants as Predators of *Cochliomyia americana* C. and P. (*Journ. Econ. Ent.*, **35**, 850-852).
1952. LINDUSKA (J. P.), LINDQUIST (A. W.). — Some Insects Pests of Wild life (*Yearbk. Agric. U. S. Dept. Agric.*, 708-724).
1934. MARTINI (E.). — *Monomorium* in Krakenhäusern (*Anz. f. Schadligskunde*, **10**, 71-72).
1949. MOREHOUSE (C. H.). — Reaction to Ant Bites (*J. Amer. Med. Assoc.*, **141** [3], 193-194).
1947. MEYER (K.). — The Biological Significance of Hyaluronic Acid (*Physiol. Rev.*, **27**, 33).
1956. MUIR (D. A.). — Ants *Myrmica rubra* L. and *M. scabrinodis* Nylander as Intermediate Hosts of a Cestode (*Nature*, **173** [4406], 688-689).
1913. NEWELL (W.), BARBER (T. C.). — The Argentine Ant (*U. S. Dept. Agric.*, **122**).
1899. NUTTALL (G. H. F.). — On the Rôle of Insects, Arachnids and Myriapods, as Carriers in the Spread of Bacterial and Parasitic Diseases of Man and Animals. A critical and Historical Study (*Johns Hopkins Hosp. Repts.*, **8**, 1-155). — 1917. The Biology of *Pediculus humanus* (*Parasitology*, **10**, 80-185).
1950. O'ROURKE (F. J.). — Ants as Beneficial Insects (*Proc. VIII Int. Congr. Ent. Stockholm*, 941-945). — 1950 a. Formic Acid Production in Ants (*Ann. Ent. Soc. Amer.*, **43**, 437-443). — 1953. Stung by 100 Yellow Jackets (*Journ. Amer. Med. Assoc.*, **151**, 878). — 1955 (*in the press*) The Toxicity of Black widow Spider Venom.
1950. PAVAN (M.). — Iridomyrmecina, an Antibiotic Substance Extracted from the Argentine Ant (*Iridomyrmex pruinosus humilis* Mayr) (*Proc. VIII Int. Congr. Ent. Stockholm*, 863-865). — 1951. Sull' attività Insetticide della Iridomyrmecina (*Mem. Soc. Ent. Ital.*, **30**, 107-132). — 1952. Sugli Antibiotici di Origine Animale (*Boll. Inst. Sieroterap. Milan Seref. Belf.*, **31**, 195-268 and 232-245).
1933. PEUS (F.). — Ameisenbekämpfung in und an Wohnungen, Krankenhäusern, Wasserwerken und Friedhöfen (*Zeit. f. Gesund. Städtehyg.*, **1**, 63-66).
1934. PHILLIPS (J. S.). — The Biology and Distribution of Ants in Hawaiian Pineapple Fields (*Bull. Exp. Stat. Pineapple Prod. Assoc.*, **15**).
1939. PRINCE (H. E.), SECREST (P. G.). — The Use of Whole Bee Extract in Sensitization to Bees, Wasps and Ants (*J. Allergy*, **10**, 379-381).
1930. RUSSO (C.). — Recherches expérimentales sur l'épidémiogénèse de la Peste bubonique par les Insectes (*Bull. Off. inter. Hyg. pub.*, **22**, 2108-2120).
1935. SAVORY (T. H.). — *The Arachnida*, London.
1935. SEN (P.). — Observations on the Emergence of Anophelines (*Rec. Mal. Surv. India*, **5**, 159-171).

1925. SIMMONDS (H. W.). — House Fly Pest and its Control in Fiji (*Agric. Circ. Dept. Agricul. Fiji*). — 1928. The House Fly Problem in Fiji (*Agric. J. Fiji*, **1** [1], 12-13). — 1940. Investigations with a View to the Biological Control of Houseflies in Fiji (*Trop. Agric.*, **7**, 197-199).
1941. SPENCER (H.). — The Small Fire Ant *Wasmannia* in Citrus Groves : A Preliminary Report (*Florida Ent.*, **24** [1], 6-14).
1938. TRAVIS (B. V.). — Fire Ant Problem in the South East with Special Reference to the Quail (*Trans. 3rd. N. Amer. Wildlife Conf.*, 705-708).
1954. VOGEL (H.), FALCAO (J.). — Über den Lebenszyklus des Lanzettegels *Dicrocoelium dendriticum* in Deutschland (*Zeit. Tropenmed. Parasit.*, **5** [3], 275-296).
1931. WEBER (N. A.). — The Sting of an Ant Med. (*Amer. J. Trop. Med.*, **17** [5], 765-768. — 1939. The Sting of *Paraponera clavata* (*Science*, **89**, 127-128).
1951. WEST (L. S.). — *The Housefly*, New York, 1951.
1914. WHEELER (W. M.). — Ants and Bees as carriers of pathogenic microorganisms (*T. Amer. Soc. Trop. Med.*, **9**, 94-102). — 1914. Ants and Bees as carriers of pathogenic microorganisms (*Amer. J. Trop. Dis.*, **2** [3], 160-168).

DISCUSSION

Dr. SCHNEIRLA asked Dr. O'ROURKE some questions about the reaction to the bites of *Paraponera* and O'ROURKE replied that it was difficult to discover whether Weber's reactions in Panama were due to desensitization or to the differences in the toxicity of the venoms.

DIE ENTSTEHUNG VON ERSATZGESCHLECHTSTIEREN BEI DER TERMITE *KALOTERMES FLAVICOLLIS* FABR.

von

Martin LÜSCHER

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut, Universität Bern (Schweiz).

Bei der Termite *Kaloterme flavicollis* enthält eine normale Kolonie immer zwei primäre oder sekundäre Geschlechtstiere, ein Männchen und ein Weibchen. GRASSÉ und SANDIAS haben festgestellt, dass nach Entfernung dieser Geschlechtstiere nach kurzer Zeit Ersatzgeschlechtstiere entstehen. Es sind Larven, welche eine Häutung durchmachen und geschlechtsreif werden (GRASSÉ und NOÏROT, 1946). Meist entstehen mehrere Ersatzgeschlechtstiere, von denen die überzähligen eliminiert werden, sodass schliesslich nur ein Männchen und ein Weibchen übrigbleiben (GRASSÉ und NOÏROT, 1946; LÜSCHER, 1952).

GRASSÉ und NOÏROT haben gezeigt, dass prinzipiell jede Larve oder Nymphe sich in ein Ersatzgeschlechtstier umwandeln kann, sofern sie mindestens das 4. Stadium (7. Stadium nach LÜSCHER, 1952) erreicht hat. Bei Fehlen der Geschlechtstiere wandeln sich jedoch nie alle Larven um. Diese sind also nicht zu jeder Zeit umwandlungsbereit, oder kompetent zur Umwandlung in ein Ersatzgeschlechtstier.

Die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren ist also abhängig von zwei Faktoren: 1. Von der Reaktionsbereitschaft oder Kompetenz der Larven (unter Larven verstehen wir hier immer Larven, Nymphen und Pseudergate) und 2. vom Fehlen der Geschlechtstiere. Von diesen geht eine Hemmwirkung aus, welche die Verwandlung kompetenter Larven verhindert.

I. — DIE REAKTIONSBEREITSCHAFT DER LARVEN

Zur Untersuchung der Reaktionbereitschaft der Larven wurden in 6 Kolonien von je etwa 40 Larven, welche auch funktionelle Geschlechtstiere enthielten, sämtliche Termiten individuell markiert und während 3 Jahren täglich auf Häutungen kontrolliert. Nachdem alle Larven einmal gehäutet waren, wurden die Geschlechtstiere entfernt und damit die Ersatzgeschlechtstierbildung ausgelöst. Dabei ergab sich, dass diejenigen Larven, welche kurz vorher eine Häutung durchgemacht hatten, sich zu nahezu 100 % umwandelten. Mit dem Alter innerhalb des Häutungsintervalls sinkt die Umwandlungsrate allmählich ab. Die Larven verlieren die Kompetenz zur Umwandlung. Die Kurve für den Kompetenzverlust (Abb. 1) entspricht einer Exponentialfunktion: in gleichen Zeitintervallen verliert der gleiche Prozentsatz Termiten seine Kompetenz (in etwa 20 Tagen die Hälfte der zuvor noch kompetenten Termiten).

Auf Grund des Verlaufes dieser Kompetenzverlustkurve wurde geschlossen, dass der Verlust der Kompetenz ein plötzlich eintretendes Ereignis sein müsse (LÜSCHER 1953). Nach neueren Untersuchungen kann dies jedoch nicht zutreffen, da die Kompetenz auch bei frisch gehäuteten Larven nie 100 % erreicht, und da bei Entfernung der Geschlechtstiere während längerer Zeit mehr Larven zur Umwandlung gebracht werden können.

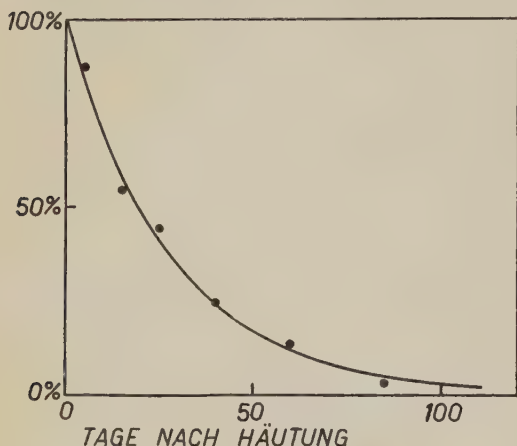


Abb. 1. — Verlauf der Kompetenzabnahme im Laufe des Häutungsintervalls in Kolonien von 30-40 Individuen (nach LÜSCHER 1953).

Bei frisch gehäuteten Larven ist die Umwandlungsrate abhängig von der Koloniegroße, wie folgender Versuch zeigt :

Von 21 frisch gehäuteten Larven, die mit je 4 anderen Larven in ein Nest gebracht wurden, verwandelten sich 11 = 53 %. Von 18 analog in Kolonien von je ca. 20 Termiten gebrachten frisch gehäuteten Larven verwandelten sich 15 = 83 %. Der Unterschied ist statistisch gesichert ($P = 2\%$).

In individuenreichen Kolonien ist also die Kompetenz

größer. Möglicherweise wird sie durch den allgemeinen Ernährungszustand beeinflusst.

Der Kompetenzverlust kann nicht plötzlich erfolgen. Es muss sich um eine allmähliche Zustandsänderung handeln, denn die Zeit, während welcher die Geschlechtstiere entfernt sind, spielt eine wichtige Rolle. Werden sie nur für 24 Stunden entfernt, so verwandeln sich nur Larven, welche vor kurzer Zeit eine Häutung durchgemacht haben. Damit sich ältere Larven verwandeln, müssen die Geschlechtstiere längere Zeit entfernt werden.

Normalerweise verwandeln sich in einer Kolonie von 30 Larven nach Entfernung der Geschlechtstiere etwa 20-25 %. Entfernt man die neuentstandenen Ersatzgeschlechtstiere, so wird die Umwandlungsrate auf 40-50 % erhöht (diese Zahlen beziehen sich nur auf Larven, die vor der Umwandlung keine Larvenhäutung durchmachen). Durch längere Einwirkung des auslösenden Faktors (Fehlen der Geschlechtstiere) werden also Larven noch zur Umwandlung gebracht, deren Kompetenz nach den früheren Versuchen (LÜSCHER, 1953) schon verloren sein müsste.

Zusammenfassend kann gesagt werden : Die Larven verlieren im Laufe des Häutungsintervalls allmählich die Kompetenz. Die Kompetenz steht unter dem Einfluss der Koloniegroße. Der Kompetenzverlust erfolgt bei jeder Larve allmählich. Je älter eine Larve innerhalb des Häutungs-

intervalles ist, desto längere Zeit wird zur Auslösung der Umwandlung benötigt.

II. — DIE HEMMWIRKUNG DER GESCHLECHTSTIERE

Dieser Auslösung der Umwandlung wollen wir uns jetzt zuwenden. Wie schon betont, entstehen Ersatzgeschlechtstiere nur dann, wenn die Eltern aus einer Kolonie entfernt werden. Diese verhindern also die Umwandlung kompetenter Larven. Sie üben folglich einen hemmenden Einfluss aus. Man kann sich nun fragen, ob jedes Geschlecht spezifisch die Entstehung eines Geschlechts von Ersatzgeschlechtstieren hemmt. Zur Abklärung dieser Frage wurde die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren in halbverwaisten Kolonien untersucht (Tabelle I).

TABELLE I

ENTSTEHUNG VON ERSATZGESCHLECHTSTIEREN IN HALBVERWAISTEN KOLONIEN.

VORHANDENES Geschlechtstier.	VERSUCH.	ENTSTANDENE Ersatzgeschlechtstiere.	
		♂	♀
♂	KFM 1 (a)	4	3
	KFM 1 (b)	2	5
	KFM 1 (c)	—	1
	KFM 4 (b)	2	3
	KFM 5	1	2
	KFM 7	1	2
	KFG 8	—	2
	KE 1	9	6
	KKo A	7	6
	Total	26	30
♀	C 113	3	1
	KFM 2 (a)	3	—
	KFM 2 (b)	1	1
	KFM 2 (c)	2	1
	KFM 4 (a)	2	—
	KA 1	1	1
	KA 2	5	2
	KE 2	7	1
	Total	24	7

Es ergibt sich, dass ein vorhandenes Männchen keinen Einfluss hat. Ist jedoch nur ein Weibchen vorhanden, so entstehen mehr Männchen als Weibchen. Diese werden also gehemmt, doch ist ihre Entstehung nicht

verhindert! Damit eine völlige Unterdrückung der Ersatzgeschlechtstier-Entstehung zustandekommt, müssen also auf alle Fälle beide Geschlechtstiere vorhanden sein, hingegen hat das Weibchen allein eine gewisse Hemmwirkung auf die Entstehung der Weibchen. Der Unterschied in der Hemmwirkung von Männchen und Weibchen ist statistisch gesichert. (Die kleine Zahl der Versuche liess bei einer früheren Publikation diese Folgerung noch nicht zu; vergl. LÜSCHER, 1952.)

Worauf beruht nun die Hemmwirkung der Geschlechtstiere? Darüber kann zunächst ein Gitterversuch Aufschluss geben, der von GRASSÉ und LE MASNE schon vor vielen Jahren durchgeführt wurde (GRASSÉ, 1954), und den ich ohne Kenntnis der Versuche von GRASSÉ wiederholt habe (LÜSCHER, 1951, 1952). Wenn zwei Kolonien, von denen nur eine Geschlechtstiere enthält, durch ein Gitter getrennt werden, das einen Antennenkontakt zwischen den Kolonien gestattet, so entstehen in der verwaisten Kolonie Ersatzgeschlechtstiere. Diese werden nun aber von den Larven gefressen, was normalerweise das Schicksal überzähliger Geschlechtstiere ist. Es entstehen dann immer wieder Ersatzgeschlechtstiere, die ebenfalls gefressen, also eliminiert werden. Wenn die Kolonien durch ein Doppelgitter getrennt werden, wodurch der Antennenkontakt verhindert wird, so erfolgt keine Elimination, und die verwaiste Kolonie verhält sich so, wie wenn sie vollkommen isoliert wäre. Der Versuch zeigt, dass Produktion und Elimination zwei ganz verschiedene Prozesse sind. Für die Elimination genügt die Wahrnehmung der Geschlechtstiere mit Hilfe der Antennen, die Produktion wird aber dadurch nicht beeinflusst. Das Verhalten der Larven der verwaisten Kolonie ist so, wie wenn Geschlechtstiere vorhanden wären. Trotzdem entstehen Ersatzgeschlechtstiere, Ihre Entstehung kann also nicht durch ein verändertes Verhalten der Larven ausgelöst werden.

Ein anderer Versuch, der gemeinsam mit F. ENGELMANN durchgeführt wurde, ergab das gleiche Ergebnis: man kann bei sämtlichen Termiten einer Kolonie die Antennen an der Basis amputieren. Die Produktion von Ersatzgeschlechtstieren erfolgt dann normal, und die vorhandenen Geschlechtstiere hemmen die Entstehung neuer Ersatzgeschlechtstiere. Die Elimination überzähliger Geschlechtstiere bleibt jedoch aus. Selbst aus fremden Kolonien zugesetzte Ersatzgeschlechtstiere, die in normalen Kolonien schon nach wenigen Stunden eliminiert werden, bleiben neben funktionellen Geschlechtstieren während mehreren Wochen am Leben. Das Verhalten der Kolonie ist also so, wie wenn sie verwaist wäre — die Geschlechtstiere werden nicht erkannt. Trotzdem verhindern vorhandene Geschlechtstiere die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren.

Diese Versuche zeigen, dass die Hemmwirkung der Geschlechtstiere nicht auf dem Umweg über das Verhalten zur Auswirkung kommt. Sie zeigen ferner, dass ein intimer Kontakt mit den Geschlechtstieren notwendig ist, damit eine Übertragung der Hemmwirkung garantiert wird. Diese ist deshalb wahrscheinlich stofflich bedingt: die Geschlechtstiere

geben einen Stoff ab (Ektohormon), der bei kompetenten Larven die Verwandlung verhindert.

In diesem Zusammenhang ist es interessant, die Extraktfütterungsversuche von LIGHT (1944) bei *Zootermopsis* kurz zu betrachten. LIGHT hat Extrakte von funktionellen Weibchen an verwaiste Kolonien verfüttert und z. T. eine starke Hemmung der Produktion von Ersatzgeschlechtstieren gefunden, jedoch nie eine vollkommene Unterdrückung ihrer Entstehung. LIGHT, der seine Ergebnisse nicht statistisch analysiert hat, war in seiner Interpretation ausserordentlich vorsichtig, sodass später oft behauptet wurde, seine Versuche seien vollkommen negativ verlaufen. Zusammen mit S. ROSIN haben wir LIGHTS Resultate statistisch ausgewertet. Dabei erwies sich hauptsächlich ein Experiment als interessant, in dem Kopf-Thorax-, Viscera- und Abdomenwandextrakte verfüttert wurden. Zur Erläuterung der Resultate mag der Befund nach drei Wochen dienen, der in Tabelle II dargestellt ist. Es handelt sich um 7 Versuchsserien von je 20 Gruppen zu 10 Termiten. Wasser- und Methylalkoholextraktwirkung zeigen keine Unterschiede, sodass sie zusammen ausgewertet werden dürfen.

TABELLE II

EXTRAKTVERFÜTTERUNGSVERSUCHE VON S. F. LIGHT 1944 BEI *Zootermopsis*
(BEFUND NACH DREI WOCHEN).

EXTRAKT.	LARVEN gestorben.	VORHANDENE Larven.	ENTSTANDENE Ersatz- geschlechts- tiere.	
Kontrolle.....	21	162	17 = 9,5 %	
Abdomenwand..	H ₂ O.....	25	166	9
	CH ₃ OH	18	163	19
	Total....	43	329	28 = 7,8 %
Viscera	H ₂ O.....	10	179	11
	CH ₃ OH	37	159	4
	Total....	47	338	15 = 4,25 %
Kopf-Thorax ...	H ₂ O.....	11	189	0
	CH ₃ OH	3	196	1
	Total....	14	385	1 = 0,25 %

Es zeigt sich eine starke Hemmung bei Kopf-Thoraxextrakten, eine schwächere bei Visceraextrakten und keine nachweisbare Wirkung bei Abdomenwandextrakten. Das gleiche Ergebnis zeigt auch der Befund nach 4 Wochen. Später werden die Resultate dadurch weniger drastisch, dass die entstandenen Geschlechtstiere ihrerseits hemmend wirken können. Nach diesen und nach dem vorhin geschilderten Gitterversuch ist also die Richtigkeit der von PICKENS entwickelten Theorie einer Hemmung durch einen von den Geschlechtstieren abgegebenen Wirkstoff sehr wahrscheinlich. Es stellt sich nun die Frage, wie dieser Wirkstoff übertragen wird.

Zur Prüfung dieser Frage wurden folgende Versuche angestellt (LÜSCHER, 1955): Funktionelle Weibchen von *Kaloterme*s wurden in ein Gitter zwischen zwei Kolonien derart eingespannt, dass Kopf und Prothorax der einen, der hintere Teil des Thorax und das Abdomen der anderen Kolonie ausgesetzt waren. Da eine vollkommene Hemmwirkung vom Weibchen allein nicht erwartet werden konnte, wurde in eine der Kolonien ein funktionelles Männchen zugesetzt. In weitaus den meisten Fällen wurden die so an der Fortbewegung verhinderten Weibchen in den ersten Tagen von den Larven gefressen. Bei zwei Versuchen jedoch blieben die eingespannten Weibchen während 16 und 27 Tagen am Leben. Sie wurden in diesen Fällen von beiden Seiten als Geschlechtstiere erkannt (Zittern). Sie wurden von den Larven gefüttert und legten auch einige Eier ab. Die Versuchskolonien wurden täglich auf neuentstandene Ersatzgeschlechtstiere kontrolliert und diese wurden immer sogleich entfernt, damit sie nicht ihrerseits das Versuchsergebnis beeinflussen konnten. Da bei Ausfällen eines Geschlechtstieres die ersten Ersatzgeschlechtstiere frühestens nach 6 Tagen auftreten (LÜSCHER, 1952), konnte auch der Versuch, in dem das Weibchen nach 16 Tagen gefressen wurde, noch nach 21 Tagen ausgewertet werden. Das Ergebnis ist in Tabelle III dargestellt. Es lassen sich daraus folgende Schlussfolgerungen ableiten:

1. Auch hier zeigt sich, dass die Wahrnehmung beider Geschlechtstiere durch die Larven keinen Einfluss auf die Ersatzgeschlechtstier-Produktion hat.

2. Der Vorderteil des Weibchens hat in keinem Fall eine Wirkung.

3. Der Hinterteil des Weibchens allein hat keine Wirkung auf die Entstehung der Männchen, scheint jedoch die Entstehung von Weibchen leicht zu hemmen. Statistisch lässt sich dies jedoch nicht vollständig sichern ($P = 5\%$).

4. Der Hinterteil des Weibchens hat bei Vorhandensein des Männchens eine vollkommene Hemmwirkung ($P = \text{ca. } 0,01\%$). Der Hinterteil des Weibchens gibt also den weiblichen Hemmstoff ab.

5. Beide Geschlechtstiere müssen verschiedene Wirkstoffe produzieren. Wenn nur ein Geschlecht, angeregt durch die Anwesenheit des Geschlechtspartners, einen Stoff produzieren würde, so müsste mindestens in einem der E-Versuche eine Hemmung aufgetreten sein, da sich die Geschlechtspartner in diesem Falle wahrnehmen konnten.

TABELLE III

KOLONIEN, GETRENNT DURCH EIN GITTER MIT DARIN EINGESPANNTEM WEIBCHEN.
BEFUND NACH 21 TAGEN.

VERSUCH.	ZUSAMMENSETZUNG.	LARVEN ge- storben.	ENTSTANDENE Ersatzgeschlechtstiere		
			♂	♀	Total.
Kontrolle I ..	30 Larven.	2	4	3	7
Kontrolle II ..	30 Larven.	0	3	5	8
B 1	30 Larven + Kopf ♀.	3	7	3	11*
E 2	30 Larven + Kopf ♀ + ♂.	2	9	6	15
E 1	30 Larven + Abd. ♀.	2	7	1	8
B 2	30 Larven + Abd. ♀ + ♂.	1	0	0	0

* Bei einem Ersatzgeschlechtstier konnte das Geschlecht nicht festgestellt werden, da der Hinterteil abgefressen war.

Unter Berücksichtigung der Resultate von LIGHT, der bei Kopfbrustextrakten eine starke, bei Viscera- (= Darm-) extrakten eine schwächere Hemmwirkung, bei Abdomenwandextrakten dagegen keine Wirkung festgestellt hat, ergibt sich folgende Hypothese :

Funktionelle Geschlechtstiere geben Wirkstoffe ab, welche im Kopf oder im Thorax entstehen, und welche durch den Darm nach aussen abgegeben werden. Sie werden mit der Proctodaealnahrung durch die Larven aufgenommen und wahrscheinlich in der Kolonie weiterverbreitet. Bei ersatzgeschlechtstierkompetenten Larven bewirken diese Stoffe eine Hemmung der Umwandlung (vermutlich auf hormonalem Wege, wie etwa durch Stimulation der Corpora allata oder wahrscheinlicher durch Hemmung der Neurosekretion). Männchen und Weibchen geben verschiedene Wirkstoffe ab. Der Männchenwirkstoff hat allein keine Wirkung. Der Weibchenwirkstoff hat eine gewisse Wirkung auf die Entstehung von Weibchen. Beide Wirkstoffe zusammen verhindern die Umwandlung kompetenter Larven vollkommen.

Die Elimination wird durch diese Wirkstoffe nicht beeinflusst. Wahrscheinlich kommt sie durch ebenfalls geschlechtsspezifische Wirkstoffe zustande, welche durch die ganze Oberfläche der Cuticula ausgeschwitzt werden, und welche das Verhalten der Larven beeinflussen. Diese Eliminationsstoffe sind vielleicht der von BUTLER bei Bienen nachgewiesenen „Queen substance“ analog, welche ebenfalls an der ganzen Oberfläche der Bienenkönigin ausgeschieden wird, und deren Fehlen ebenfalls eine Verhaltensänderung bei den Arbeiterinnen hervorruft, indem diese zum Bau von Weiselzellen angeregt werden.

Die hier geschilderten Untersuchungen werden vom Schweizerischen Nationalfonds unterstützt.

Zusammenfassung.

Die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren ist bei der Termiten *Kaloterme flavicollis* abhängig von der Reaktionsbereitschaft der Larven und von einer von den Geschlechtstieren ausgehenden Hemmwirkung.

Die Reaktionbereitschaft (Kompetenz) ist kurz nach jeder Larvenhäutung sehr hoch und nimmt im Laufe des Häutungsintervalles allmählich ab. Sie ist abhängig von der Koloniegrosse. Der Kompetenzverlust ist ein allmählich erfolgender Prozess.

Die von den Geschlechtstieren ausgehende Hemmwirkung scheint auf zwei sozialen Wirkstoffen (Ektohormone) zu beruhen, die im Kopf oder in der Brust produziert und durch den Darm nach aussen abgegeben werden. Der Wirkstoff des Männchens allein hat keine Wirkung, derjenige des Weibchens eine schwache Hemmwirkung auf die Entstehung von Ersatzweibchen. Beide Stoffe zusammen verhindern die Umwandlung kompetenter Larven vollkommen.

Résumé.

La production des sexués de remplacement dépend chez le termite *Kaloterme flavicollis* de la réactivité des larves et d'une inhibition exercée par les sexués fonctionnels.

La réactivité des larves est grande après chaque mue larvaire. Elle diminue rapidement et se perd au cours de chaque stade. La réactivité dépend aussi du nombre d'individus dans une colonie. La perte de la réactivité est un processus progressif.

L'inhibition exercée par les sexués fonctionnels dépend probablement de deux substances (ectohormones) qui sont produites dans la tête ou dans le thorax et qui passent par l'intestin à l'extérieur. L'ectohormone mâle n'a pas d'effet. L'ectohormone femelle a une légère action inhibitrice sur la production des sexués de remplacement femelles. Les deux substances ensemble inhibent complètement la production des sexués de remplacement.

Summary.

The production of supplementary reproductives in *Kaloterme flavicollis* is dependent on the competence of the nymphs and on an inhibitory effect of functioning reproductives.

The competence of nymphs is high after each moult and decreases in the course of the moulting interval. It is also dependent on the size of the colony. The loss of competence is not a sudden event but a progressive process.

The inhibitory effect of functioning reproductives seems to be brought about by two substances (ectohormones) which are produced in the head or thorax and which are passed on to the nymphs through the intestine. The substance of the male has no effect. The female substance has a slight inhibitory action on the development of female supplementaries. Both substances together prevent the development of supplementary reproductives completely.

LITERATUR.

1953. BUTLER (C. G.). — The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. (*Trans. R. Ent. Soc. Lond.*, 105 [2], 11).

1946. GRASSÉ (P. P.), NOIROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **223**, 869).
- 1954 GRASSÉ (P. P.). — Les sources de M. Martin Lüscher (*Insectes sociaux*, **1**, 81).
1893. GRASSI (B.), SANDIAS (A.). — Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi (*Atti Accad. Gioenia, Catania*, **6/7**, 1).
1944. LIGHT (S. F.). — Experimental studies on ectohormonal control of the development of supplementary reproductives in the termite genus *Zootermopsis* (formerly *Termopsis*) (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **43**, 413).
1951. LÜSCHER (M.). — Über die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Rev. suisse Zool.*, **58**, 404). — 1952. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. (*Z. vergl. Physiol.*, **34**, 123). — 1953. Kann die Determination durch eine monomolekulare Reaktion ausgelöst werden? (*Rev. suisse Zool.*, **60**, 524). — 1955. Zur Frage der Übertragung sozialer Wirkstoffe bei Termiten. (*Naturwiss.*, **42**, 186).
1932. PICKENS (A. L.). — Observations on the genus *Reticulitermes* Holmgren (*Pan-Pacific Ent.*, **8**, 178).

DISKUSSION

Dr. KLOFT. — Wäre es nicht denkbar, dass die Begattung des Weibchens für die Ausschüttung des Hemmstoffs notwendig wäre?

Dr. LÜSCHER. — Ich glaube nicht, dass die Begattung dafür eine Rolle spielen kann, denn sie erfolgt, wie wir wissen, nur sehr selten. Ich selbst habe sie noch nie beobachten können.

Dr. BECKER. — Haben Sie eine Erklärung dafür, dass die Elimination in kleinen Kolonien nicht funktioniert? Nach meinen Beobachtungen finden sich in kleinen Kolonien meistens mehrere Ersatzgeschlechtstiere, besonders mehrere Weibchen.

Dr. LÜSCHER. — Die Elimination scheint in kleinen Kolonien tatsächlich nicht mehr zustande zu kommen, vermutlich hängt dies damit zusammen, dass die Aktivität ganz allgemein in kleinen Kolonien stark herabgesetzt ist, vielleicht als Folge einer ungünstigen Ernährungslage.

Dr. KARLSON. — Kann man sich darüber eine Vorstellung machen, wie die sozialen Hemmstoffe in das Hormonsystem der umwandlungsfähigen Larven eingreifen? Man könnte sich vorstellen, dass sie die corpora allata beeinflussen würden.

Dr. LÜSCHER. — Wir wissen gar nichts darüber, stellen uns aber vor, dass die sozialen Wirkstoffe eher auf die Neurosekretion einwirken, und zwar, dass sie die Neurosekretion hemmen, sodass bei Ausfallen der Sozialwirkstoffe eine Häutung ausgelöst wird, bevor die corpora allata aktiv sind.

M. GRASSÉ. — Les résultats de M. Lüscher, qui trouve un faible pourcentage de sexués de remplacement dans des colonies de quatre individus, ne s'accordent pas du tout avec nos propres résultats. Nous arrivons automatiquement à sexualiser tout individu isolé — il suffit d'attendre. Même deux ou trois individus isolés ensemble se transforment en sexués de remplacement dans 95 p. 100 des cas, pourvu qu'ils soient correctement nourris.

Dr. LÜSCHER. — Ce qui m'a intéressé dans cette expérience, c'était de voir combien des individus mués juste avant l'expérience se transforment pendant le prochain intervalle entre les mues. Après la prochaine mue larvaire, ils n'ont plus été suivis; probablement, ils se seraient transformés plus tard.

M. GRASSÉ. — Mais, ce qui est intéressant, c'est de voir ce qui se passe après — que chaque individu isolé passe automatiquement dans la phase sensible et devient sexué de remplacement. Nous savons depuis longtemps que les larves passent par une phase sensible qui dépend du moment de la mue — mais ce qui est plus intéressant, c'est de voir s'il existe une ectohormone ou non. Nous avons sur cela des recherches en cours.

EINIGE BEMERKUNGEN ÜBER DIE ERSATZGESCHLECHTSTIERE VON *RETICULITERMES*

H. SCHMIDT
(Hamburg-Reinbek).

ZUSAMMENFASSUNG

An Laboratoriumszuchten von *Reticulitermes lucifugus* Rossi und *Reticulitermes flavipes* Kollar (aus den Hamburger Befallsgebieten) werden Beobachtungen zur Biologie der Ersatzgeschlechtstiere mitgeteilt. Für die Durchführung dieser Beobachtungen wurden besondere „Schaunester“ eingerichtet. Folgende Punkte der beobachteten Verhaltensweisen werden hier hervorgehoben : Die Nymphen der Ersatzgeschlechtstiere sammeln sich stets in „Herden“ von 80 - 100 Einzeltieren und werden von einer Gruppe Arbeiter (als „Hütehunde“) bewacht. Die Arbeiter halten die Nymphen auf einem engen Raum zusammen und versuchen andere Nestgenossen von den Nymphen fernzuhalten. Alle ein bis zwei Tage wechseln die „Herden“ ihren Standort. Das Weiterziehen geschieht gleichfalls in Form von „Herden“.

Die Ernährung der Nymphen geschieht auf stomodealem Wege durch die Arbeiter.

DISCUSSION

M. KUTTER. — Auf Grund eigener Beobachtung im Urwald von Kamerun wird von einer durch Wanderameisen veranlassten, oberirdischen Massierung und im dichten Verbande erfolgenden Abwanderung resp. gemeinsamen Flucht eines ganzen Termitenvolkes berichtet.

M. NOIROT. — Les rassemblements de nymphes que vous décrivez dans vos élevages s'observent aussi dans la nature, mais sans rapport obligatoire avec la formation de néoténiques : ainsi, à Banyuls-sur-Mer, on trouve souvent au printemps d'abondantes populations de nymphes âgées

groupées sous des pierres : ces nymphes donneront un peu plus tard les imagos essaimants.

Dr. CHRISTENSEN. — Ich danke Dr. Schmidt für den interessanten Vortrag und möchte folgende Frage stellen : „Wie viele Arbeiter haben Sie unter den Nymphenherden beobachtet ?”

Dr. SCHMIDT. — „Ich habe meist wenige Arbeiter beobachtet !”

DIE NEOTENIE BEI RETICULITERMES

von

Harro BUCHLI

Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, Paris (France).

Die Neotonie oder frühzeitige Reifung der Geschlechtsorgane in einem somatisch noch imperfekten Körper spielt eine grosse Rolle in der Biologie des Termitenstaates, speziell bei der Gattung *Reticulitermes*. In Europa gibt es zwei Arten dieser Gattung, nämlich *Reticulitermes lucifugus* Rossi und die Unterart *Reticulitermes l. santonensis* Feytaud.

Um den Ursprung der verschiedenen Formen von neotenischen Geschlechtstieren studieren zu können, muss man von Grund auf die Entwicklung und die Anzahl der von jeder Kaste durchlaufenen Stadien kennen. Der hier gezeigte Entwicklungsplan (tableau ci-contre), von FEYTAUD (1946) publiziert, zeigt die Entwicklungstheorie, wie sie bisher von den meisten Forschern angenommen wurde. Nach der Ansicht dieser Forscher gibt es drei verschiedene Nymphenformen, deren erste die Geschlechtstiere der ersten Form oder Imagines hervorbringt, deren zweite die Geschlechtstiere vom brachypteren Typ erzeugt und deren dritte die völlig apteren Geschlechtstiere entwickelt. Nach der bisherigen Meinung sind die Arbeiter völlig steril.

CARACTÈRES.		STADES.		CASTES REPRODUCTRICES.			CASTES STÉRILES.		
Longueur du corps.	Articles d'antennes.	Mues.	Agés.	Rois et reines.	Sexués de remplacement.		Ouvriers.	Soldats.	
6-8	17-18	5 ^e	6 ^e	Imago.	Néoténiques.				
5-8	15-18		5 ^e	Nymphes 1 ^{re} forme.	Nymphes 2 ^e forme.	Nymphes 3 ^e forme.	Ouvrier adulte.	Soldat adulte.	
4-6	15-16		4 ^e	Bourg. longs.	Bourg. courts.	Pas de bourg.	Ouvrier jeune.	Soldat jeune.	
3,7-4	14		3 ^e	3 ^e	Bourg. courts.	Pas de bourgeons alaires.		Tête ronde.	Tête allongée.
2,3-3,7	12-13		2 ^e	2 ^e	Petite tête.			Grosse tête.	
1-2	11-12	1 ^{re}	1 ^{er}	Nouveau-nés indifférenciés.					

Damit ich der Erzeugung von neotenischen Geschlechtstieren bei *Reticulitermes* auf den Grund gehen konnte, musste ich zuerst die Formation aller Kasten kontrollieren. Diese langjährige Arbeit hat folgendes Entwicklungsschema (Fig. 1) hervorgebracht :

Zuerst möchte ich bemerken, dass die Kastendetermination auf epigenen Faktoren beruht. Die Entwicklung aller Kasten und Formen beginnt mit zwei Larvenstadien. Diese „Jungen“ sind untereinander alle gleich und undifferenziert. Sie werden ernährt und bleiben inaktiv. Die Determination in Arbeiter oder Nymphen, d.h. zukünftige Imagines, geschieht progressiv vom Ende des ersten bis zur Mitte des zweiten Stadiums. Ernährungsfaktoren scheinen hierbei eine grosse Rolle zu spielen. Die Nymphen welche vom dritten Stadium an anhand der Flügel- und Augenanlagen zu erkennen sind, bleiben inaktiv und werden von den Arbeitern ernährt. Sie wachsen und durchlaufen mehrere Stadien. Im neunten Stadium sind sie dann junge geflügelte Könige und Königinnen. Wenn diese Nymphen der imaginalen Entwicklungslinie schlecht (3. und 4. Stadium) oder gar nicht (5. und 6. Stadium) ernährt werden, können sie indessen selbst aktiv werden und lernen, sich von Holz zu ernähren. In diesem Falle verlassen sie anlässlich der nächsten Häutung die imaginale Entwicklungslinie und werden zu sogen. *Pseudergaten*, ein Ausdruck, der von GRASSÉ und NOÏROT (1947) für ähnliche Formen bei *Calotermes* entwickelt wurde. Die Pseudergaten bilden im Laufe der folgenden Häutungen die nymphalen Charaktere allmählich zurück und werden in Verhalten und Gestalt den Arbeitern immer ähnlicher. Je nach dem nymphalen Stadium, in welchem die Regression begann, teilen sich die Pseudergaten in fünf verschiedene Linien.

Die Arbeiter, welche ebenfalls vom dritten Stadium an zu erkennen sind und von da an die aktive, ernährende und allein holzfressende Kaste bilden, besitzen kein festes, endgültiges Adultstadium. Sie durchlaufen eine unbestimmte Zahl von Häutungen, wachsen aber nur bis zum neunten Stadium. Von nun an bleibt ihre Körpergrösse dieselbe, wenn sie auch ab und zu Häutungen durchmachen.

Nachdem die charakteristischen Dimensionen, die Dauer und die Aktivität eines jeden Stadiums bei den Nymphen, Pseudergaten und Arbeitern bekannt sind, kann man erst die Entwicklungspotentialitäten dieser Termiten untersuchen.

Die normalen Nymphen, welche sich auf der Imaginallinie befinden, können sich mittels einer Häutung zu neotenischen Geschlechtstieren umformen. Zahlreiche Versuche in der Natur und im Laboratorium haben gezeigt, dass vom sechsten Stadium an alle Nymphen zu solchen Ersatzkönigen und -königinnen werden können (Fig. 2, Nr. 2 u. 3). Die Nymphen des sechsten Stadiums machen eine solche Verwandlung nur in den seltensten Fällen durch. Diejenigen des siebenten Stadiums jedoch sind der Hauptlieferant von neotenischen Geschlechtstieren im Termitenstaat und verwandeln sich äusserst leicht und schnell. Die aus Nymphen des achten Stadiums entstehenden Geschlechtstiere sind wiederum recht selten. Alle

neotenischen Könige und Königinnen, welche aus Nymphen entstehen, gehören zum brachypteren Typ, besitzen also Flügel- und Augenanlagen und erreichen imposante Grösse.

Auch die Pseudergaten können sich mittels einer einzigen Häutung in Ersatzgeschlechtstiere verwandeln. Je nach dem Stadium und der Entwicklungslinie, zu welcher der Pseudergat gehört, entstehen neotenische Geschlechtstiere der brachypteren, pseudapteren oder apteren Form (Fig. 2, Nr. 4 u. 5).

Ich möchte hier eine kleine Terminologie einfügen. Der brachyptere Typ hat vom Mesonotum und Metanotum deutlich abstehende Flügelanlagen. Der pseudaptere Typ besitzt ein breites und trapezförmiges Meso- und Metanotum. Der aptere Typ endlich hat abgerundete, ovale Thorakalplatten, die denen der Arbeiter ähnlich sind. Nur die Pseudergaten, welche über das 5. Stadium hinaus sind, können geschlechtsreif werden.

Meine Arbeiten haben nun gezeigt, dass in einem Staate von *Reticulitermes* nicht nur Nymphen und Pseudergaten, sondern auch die Arbeiter die Verwandlung zum Geschlechtstier durchmachen können. Sie sind die Kaste, welche die grossen neotenischen Könige und Königinnen der völlig apteren Form hervorbringt. Diese Möglichkeit der Gonadenreifung bei den Arbeitern habe ich mittels homogener Kolonien von Arbeitern ein- und desselben Stadiums beweisen können. In der natürlichen Kolonie wären diese Arbeiter geblieben, was sie sind. In diesen kleinen Experimentalgemeinschaften haben sie sich jedoch in vielen Fällen zu Königen und Königinnen verwandelt. Praktisch scheinen alle Arbeiter diese Sexualisationsmöglichkeit zu haben, denn wenn man in einer Experimentalkolonie die Geschlechtstiere und Soldaten verschwinden lässt, sobald sie herangebildet wurden, so verwandelt sich ein Arbeiter nach dem andern, bis deren Zahl unter fünf gesunken ist. In einer Serie von 31 Kolonien, zusammengesetzt aus Arbeitern von *Reticulitermes l. santonensis*, mit einer Entwicklungsdauer von 10, 12 und 24 Monaten ohne Intervention haben sich folgende Resultate ergeben:

51,6 % der Kolonien sind zur Reproduktion gelangt;

83,9 % der Kolonien haben Geschlechtstiere ausgebildet;

22,8 % der Kolonien haben nur weibliche Geschlechtstiere entwickelt;

9,5 % der Kolonien brachten nur Männchen hervor;

76,7 % der Kolonien formten auch Soldaten.

Von total 476 Arbeitern verschiedener Stadien haben sich 102 verwandelt. 43 wurden zu neotenischen Königinnen, 25 zu neotenischen Königen und 34 zu Soldaten. Von diesen Geschlechtstieren gehören:

Stadium.	Neotenische Geschlechtstiere.
—	—
6	0
7	9
8	13
9	29 (Imaginalstadium)
10	13
11	2

Fig. 2. — Aus normalen

Nymphen entstehende

Geschlechtstiere. 1.

Zweijährige imaginale

Königin des 9. Sta-

diums (Gesamtlänge

0,7054 cm); 2, Einjäh-

riger, neotenischer bra-

chypterer König des 9.

Stadiums, entstanden

aus einer Nymphe des

achten und letzten Sta-

diums (Gesamtlänge

0,71001 cm); Dreijäh-

rig, neotenische, bra-

chyptere Königin des 8.

Stadiums, entstanden

aus einer Nymphe des

7. oder vorletzten Sta-

diums (Gesamtlänge

0,9070 cm); Aus Pseu-

dergaten entstandenes

Geschlechtstiere. 4, Pseu-

adapterer Pseudergat des

8. Stadiums, zur drit-

ten Regressionslinie

(siehe Schema) gehörig.

Augen- und Flügel-

anlagen stark zurück-

gebildet (Gesamtlänge

0,5380 cm); 5, Pseudap-

ter, neotenische Köni-

gin des 9. Stadiums,

entstanden aus neben-

stehender Pseuderga-

tenform (Gesamtlänge

0,6050 cm). — Aus nor-

malen Arbeitern des 7.

Stadiums entstandene

neotenische Geschlechts-

tiere. 6. Charakteris-

tischer Arbeiter des 7.

Stadiums, männlichen

oder weiblichen Ge-

schlechts (Gesamtlänge

0,5190 cm); 7. Aptere

Pseudonympe des 8.

Stadiums, als Zwischen-

stadium in der Ent-

wicklung der Arbeiter

zu Geschlechtstieren.

In den höheren Stadi-

en sind die Pseudo-

nymphen beider Ge-

schlechter immer apter

und unterscheiden sich

nur durch die weissliche Körperfarbe und den Fettvorrat von den Arbeitern, die ein vom Darm-

inhalt bräunlich gefärbtes Abdomen aufweisen (Gesamtlänge 0,4970 cm, jedoch längere Anten-

nen und Tibien, als Arbeiter); 8. Aus Pseudonympe (7) entstandener apterer König des 9.

Stadiums. Solche Könige unterscheiden sich so wenig von den Arbeitern, dass man sie meist

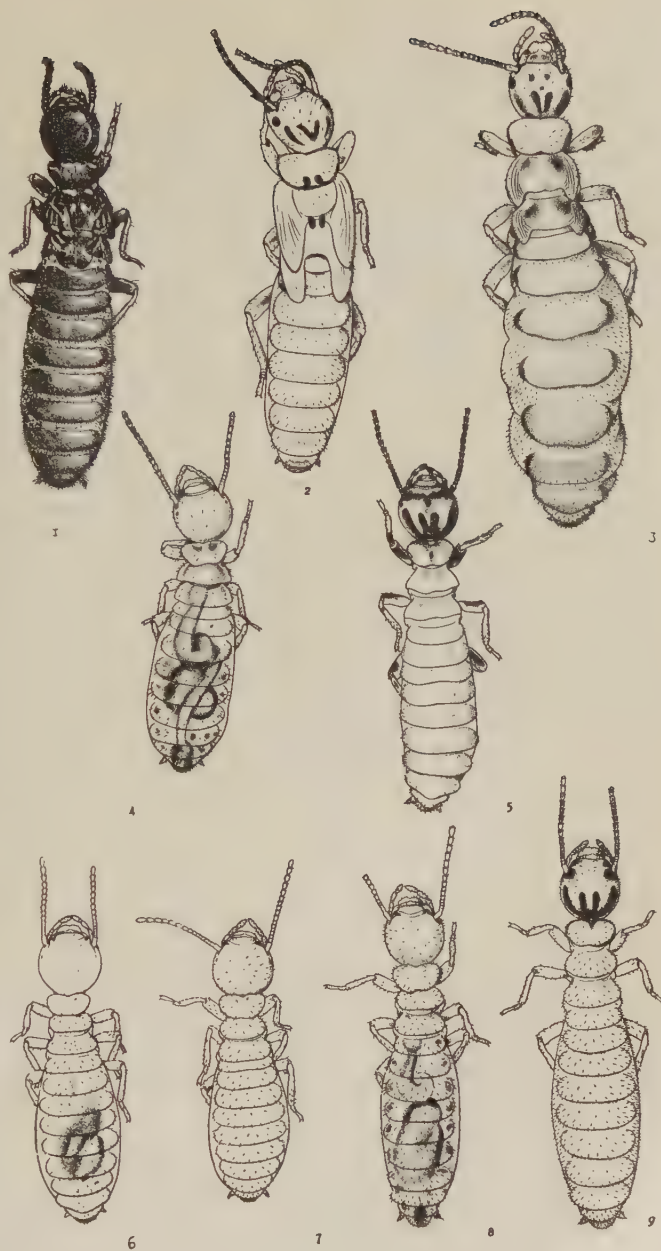
nur nach Sektion als solche erkennen kann, denn den aus Arbeiten der höheren Stadien ent-

standenen Königen fehlt die meist Pigmentierung (Gesamtlänge 0,5720 cm, Alter 1 Jahr);

9. Aus Pseudonympe (7) entstandene aptere Königin des 9. Stadiums. Die apteren Königinnen

sind meist an Hand der Pigmentierung und der zunehmenden Schwellung des Abdomens von

den Arbeitern zu unterscheiden (Alter 2 Jahre, Gesamtlänge 0,6920 cm).



Bei *Reticulitermes lucifugus* sind die Proportionen anders. Ein Parallelversuch hat folgendes gezeigt :

- 40 % der Kolonien gelangten zur Reproduktion ;
- 100 % der Kolonien haben Geschlechtstiere hervorgebracht ;
- 60 % der Kolonien haben nur weibliche Geschlechtstiere gebildet ;
- 30 % der Kolonien brachten Soldaten hervor.

Von allen in meinen Versuchen aus Arbeitern entstandenen Geschlechtstieren sind 65 % weiblichen Geschlechts bei *Reticulitermes l. santonensis* und 85 % bei *Reticulitermes lucifugus*. Es scheint also, dass die Arbeiter von *Santonensis* sich leichter in Soldaten verwandeln und weniger oft in Geschlechtstiere. Bei *lucifugus* ist es umgekehrt. Es gibt jedoch nicht nur einen Unterschied zwischen den Geschlechtern. Bei *Santonensis* werden vom vierten Stadium an die Arbeiter beider Geschlechter zu neotenischen Geschlechtstieren. Bei *Lucifugus* machen hauptsächlich die Weibchen die Verwandlung durch und die neotenischen Könige sind selten und entstehen nur aus älteren Arbeitern. Wie geschieht nun die Verwandlung von Arbeitern zu Königen und Königinnen. Markierungen an lebenden Tieren haben gezeigt, dass dazu zwei Häutungen und ein kurzes Zwischenstadium, welches ich das Stadium der „Pseudonymphe“ nenne, nötig sind. Dieses Zwischenstadium dauert in 25° C 10-20 Tage. Die Pseudonymphen werden ernährt und nehmen an der Arbeit im Staate nicht mehr teil. Der Aspekt der neotenischen Geschlechtstiere ist verschieden je nach dem Geschlecht und dem Stadium des Arbeiters, aus welchem sie entstanden. Bei *Reticulitermes lucifugus* verwandeln sich nur weibliche Arbeiter vom vierten Stadium an. Die daraus entstehenden Pseudonymphen und Geschlechtstiere entwickeln sodann Flügelscheiden und Augenanlagen. Diese brachypteren Geschlechtstiere können jedoch leicht von denjenigen, welche aus Nymphen entstehen, unterschieden werden, weil sie sehr klein sind. Auch die Arbeiter des fünften Stadiums geben, wenn sie weiblichen Geschlechts sind, kleine, brachyptere Pseudonymphen und Geschlechtstiere (Fig. 3). Ganz selten können auch männliche Arbeiter dieses Stadiums die Sexualisation durchmachen, gehören jedoch immer zum apteren Typ. Die Arbeiter beider Geschlechter des sechsten und der folgenden Stadien verwandeln sich zu Geschlechtstieren der apteren Form und besitzen normale Grösse (Fig. 2, Nr. 6-9). Es ist bei diesen höheren Stadien sehr schwer, das Zwischenstadium der Pseudonymphen zu erkennen, weil diese letzteren zu sehr den Arbeitern gleichen. Die apteren Pseudonymphen haben jedoch meist ein weisses Abdomen, welches mehr Fettkörper enthält als dasjenige der Arbeiter. Bei der Unterart *Santonensis* können sich vom vierten Stadium an die Arbeiter beider Geschlechter verwandeln, aber nur die weiblichen Arbeiter des fünften Stadiums ergeben Geschlechtstiere der brachypteren Form.

Die Geschlechtstiere, welche aus Nymphen, Pseudergaten und Arbeitern von *Lucifugus* entstehen, besitzen meist eine gut sichtbare, bräunliche Färbung auf dem Hinterkopf, während die Ersatzgeschlechtstiere von *Santonensis* selten Färbung aufweisen, sodass die apteren neotenischen

Könige von blossem Auge oft nicht von den Arbeitern unterschieden werden können.

Unter welchen Bedingungen entwickeln sich nun all diese neotenischen Geschlechtstiere.

Meine Versuche scheinen alle darauf hinzuweisen, dass für die Verwandlung folgende Faktoren von Bedeutung sind :

1. Es ist notwendig, dass ein Tier, welches sich verwandeln soll, zuerst einem mechanischen oder sozialen Reiz ausgesetzt wird, welcher seine normale Entwicklung stört. Es ist möglich, dass ein solcher äusserer Stimulus nervöser Art auf das endokrine System wirkt und dieses dann die Sexualisation auslöst. Ich konnte oft beobachten, dass ein Tier, welches in eine völlig normale und sozial ausgeglichene Kolonie gehörte, sich in ein neotenisches Geschlechtstier verwandelte, wenn ich an ihm, ohne die Kolonie zu stören, Manipulationen vornahm, z.B. Messungen in vivo. Auch bei grossen Kolonien in der Natur, welche genügend Geschlechtstiere besaßen, konnte ich die Verwandlung von hunderten normaler Nymphen des siebenten Stadiums zu brachypteren, grossen Ersatzgeschlechtstieren beobachten, nachdem ich das Nest geöffnet hatte, um seine Komposition vorübergehend zu studieren. In dem wieder geschlossenen Nest erschienen in der durch die Öffnung verwirrten Kolonie nach 5-6 Tagen eine solche Anzahl (200-500) von neotenischen Königen und Königinnen, dass die Kolonie sie nicht alle ernähren konnte, und sie hernach wieder zum Verschwinden brachte. Es haben sich also völlig unnötigerweise Nymphen der imaginalen Entwicklungslinie durch einen äusseren Reiz verwandelt.

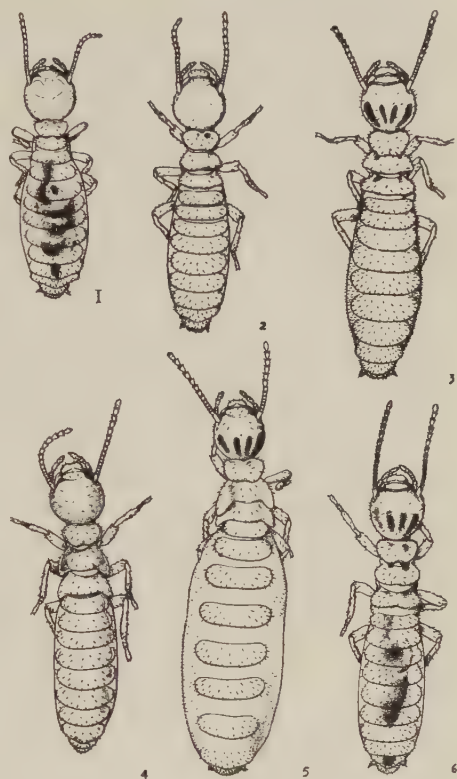


Fig. 3. — Aus normalen Arbeitern des 5. Stadiums entstandene neotenische Geschlechtstiere; 1, Charakteristischer apterer Arbeiter des 5. Stadiums, männlichen oder weiblichen Geschlechts (Gesamtlänge 0,4235 cm); 2, Aus solchem Arbeiter entstandene, pseudaptere Pseudonymph des 6. Stadiums, weiblichen Geschlechts. (Gesamtlänge 0,4600 cm); 3, Aus der Pseudonympe (2) hervorgegangene pseudaptere Königin des 7. Stadiums (Alter 18 Monate, Gesamtlänge 0,5380 cm); 4, Brachyptere Pseudonympe des 6. Stadiums, entstanden aus Arbeiter (1). (Gesamtlänge 0,5000 cm); 5, Aus brachypterer Pseudonympe (4) entstandene brachyptere Königin des 7. Stadiums, mit Augen- und Flügelanlagen. (Alter 3 Jahre, Gesamtlänge 0,6760 cm); 6, Apterer König, entstanden aus Arbeiter des 5. Stadiums. Da sich das Zwischenstadium der Pseudonympe beim männlichen Geschlecht nicht vom Arbeiter unterscheidet, ist es schwer nachweisbar und hier nicht gezeigt.

Entwicklungslinie durch einen äusseren Reiz verwandelt.

In Kolonien, welche — nur aus Arbeitern zusammengesetzt — während 2-3 Jahren ungestört blieben und keine Ersatzgeschlechtstiere bildeten, genügte es oft, das Holz auszuwechseln oder die Tiere für 1/2 h aus dem Nest zu nehmen, um dann innerhalb weniger Tage oder Wochen Könige und Königinnen zu erhalten. Dass der Reiz nicht nur mechanischer Art zu sein braucht, zeigt folgende Beobachtung: Ich liess 10 junge Nymphen von Primärkolonien adoptieren. Diese Primärkolonien besaßen, wie das im ersten Entwicklungsjahr natürlich ist, ausser dem imaginalen Königspaar nur 20-40 Arbeiter und 1-2 Soldaten. Solche Kolonien bringen erst im 3. oder 4. Jahr, wenn die Zahl der Arbeiter über 250 bei *Santonensis*, über 1000 bei *Lucifugus* gestiegen ist, Nymphen hervor. Wie haben sich nun die adoptierten Tiere verhalten? Ich konnte zuerst feststellen, dass die Kolonien sich nur schlecht an die Gegenwart der Nymphen gewöhnten. Viele der Nymphen wurden abgetötet. Einige verwandelten sich zu Pseudergaten, aber einige wenige blieben auf ihrer normalen Entwicklungslinie, bis sie das siebente Stadium erreicht hatten. Statt jedoch geflügelte Imagines zu werden, verwandelten sie sich dann in grosse, brachyptere Könige und Königinnen, trotz der Gegenwart des echten Königspaares. Es scheint also, dass die Störung des sozialen Gleichgewichtes ebenfalls als Reiz zur Sexualisation wirken kann. Aber ausser einem solchen Reiz müssen noch zwei Konditionen erfüllt werden:

2. Damit ein gereiztes Tier die Verwandlung durchmachen kann, muss es sich in der „kritischen Phase“ befinden, welche LÜSCHER (1951) für *Calotermes* beschrieben hat. Ich konnte selbst beobachten, dass Nymphen, welche sich am Ende ihres Stadiums befinden, auf den Reiz nicht mehr reagieren. Die kritische Phase, während derer die Termiten rezeptiv sind, entspricht wahrscheinlich dem ersten Drittel eines jeden Stadiums.

3. Die „*Conditio sine qua non*“, welche einem gereizten und in der kritischen Phase befindlichen Tier die Möglichkeit gibt, sich zu sexualisieren, ist, dass es gut genährt sei und Fettkörper besitze. Die Nymphen des sechsten Stadiums z.B. verwandeln sich selten, weil sie noch wenig Fettreserven aufgespeichert haben. Diejenigen des siebenten Stadiums, welches ohnehin ein Speicherstadium zu sein scheint, sind fett und verwandeln sich wahrscheinlich deshalb auch am raschesten zu neotenischen Geschlechtstieren. Wenn man solche Nymphen von Beginn des Stadiums an hungern lässt, so verwandeln sie sich aus Mangel an Reservestoffen sehr selten.

Wie die imaginale Häutung auch, scheint die Häutung zum neotenischen Geschlechtstier und die Reifung der Gonaden Energiiereserven zu benötigen. Bei den Pseudergaten sind die Verwandlungen seltener und gehen langsamer vor sich. Bei den Arbeitern endlich, die, weil sie alle anderen Kasten ernähren müssen, nur wenig Reservestoffe besitzen, scheint die Möglichkeit der Sexualisation gering, solange Geschlechtstiere, Soldaten und eine junge Brut mit Nahrung versorgt werden müssen. Wenn man aber diese Arbeiter isoliert, sodass sie keine Pflichten mehr haben, können sie sich den nötigen Fettkörper aneignen und sich sodann, wie dies meine nur aus Arbeitern

zusammengesetzten Kolonien gezeigt haben, leicht verwandeln. All diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass der physiologische Zustand des Individuums von äusserster Wichtigkeit für seine Kastendetermination ist. Aber sie zeigen auch — wenigstens bei der von mir untersuchten Spezies — dass das Resultat der Transformationen nicht kontrolliert werden kann. Recht oft haben Arbeitergruppen, welche, um weiterzuleben, neotenische Geschlechtstiere erzeugen müssten, statt derer eine abnorm hohe Zahl von Soldaten gebildet. Diese Soldaten haben dann durch ihre Gegenwart und ihre Nahrungsbedürfnisse weitere Verwandlungen von Arbeitern zu Geschlechtstieren verhindert. Der Termitenstaat scheint also seine Komposition nur indirekt kontrollieren zu können, indem die Zufallsresultate der Verwandlungen nachträglich mittels Unterdrückung der überflüssigen Individuen verbessert werden. Die hier ausgeführten Experimente sprechen nicht nur gegen die blastogene Kastendetermination, sondern auch gegen die Inhibitionstheorie, welche zur Erklärung der Kastenregulation entwickelt wurde. HOLMGREN (1909), PICKENS (1932), CASTLE (1934) und LIGHT et al. (1944, 45, 51) und LÜSCHER (1951) glaubten, dass die numerischen Proportionen unter den verschiedenen Kasten durch Hormonausscheidungen geregelt würden. Nach diesen Autoren sekretieren die imaginalen Geschlechtstiere Hormone, welche abgeleckt und von den Arbeitern mittels Trophalaxie weitergegeben, die Produktion von neotenischen Geschlechtstieren verhindern; dasselbe soll auch bei den Soldaten der Fall sein. Gegen diese an und für sich verführerische Theorie haben sich schon GHIDINI (1937) und GRASSÉ und Mitarb. verschiedentlich ausgesprochen. Auch meine Beobachtungen sprechen dagegen. In kleinen Primärkolonien, welche ausser dem imaginalen Königspaar nur 10-30 Arbeiter und 1 Soldaten besaßen, konnte ich verschiedentlich die Verwandlung von Arbeitern in neotenische Geschlechtstiere veranlassen, indem ich die Arbeiter kurz nach einer Häutung durch Manipulationen reizte. Dies geschah trotz der Gegenwart des imaginalen Königspaares, welches sich weiterhin normal reproduzierte. In einer dieser Kolonien wurde eine kleine neotenische Königin neben der echten Königin geduldet, vom König befruchtet und in das Harem eingereiht. Diese zufälligen Beobachtungen brachten mich dazu, weitere Versuche zu machen.

Nachdem ich bei mehr als 500 Primärkolonien beobachtet hatte, dass die ersten Nymphen erst erscheinen, wenn bei *Reticulitermes L. santonensis* mindestens 250, bei *Reticulitermes lucifugus* mindestens 1000 Arbeiter vorhanden sind, liess ich, wie schon ausgeführt, von einjährigen Kolonien je 10 Nymphen adoptieren. Von insgesamt 44 Kolonien haben 14 trotz der Gegenwart des imaginalen Gründerpaares neotenische Geschlechtstiere aus Nymphen des 7. Stadiums hervorgebracht.

Bei diesen 14 Kolonien wurden folgende Reaktionen beobachtet :

2 duldeten je 1 neotenische Königin neben dem imaginalen Paar;

1 liess nachträglich den alten König sterben und ersetzte ihn durch einen neotenischen;

3 liessen nachträglich die alte Königin sterben und ersetzten sie durch 1-3 neotenische Königinnen;

5 liessen nachträglich beide Imagos sterben und ersetzten sie durch die vorhandenen neotenischen Geschlechtstiere;

3 töteten alle neotenischen Geschlechtstiere sowie sie erschienen.

Von den restlichen 30 Kolonien wurden entweder keine neotenischen Geschlechtstiere gebildet oder aber das imaginale Königspaar wurde getötet, bevor die Ersatzgeschlechtstiere entstanden.

3 dieser Kolonien unterdrückten alle Nymphen;

14 liessen das echte Königspaar sterben, bevor die neotenischen Tiere entstanden;

4 liessen den König sterben, bevor neotenische Geschlechtstiere sich formten;

9 liessen die Königin sterben, bevor die neotenischen Tiere erschienen.

Es scheint also, dass die imaginalen Geschlechtstiere die Formation von neotenischen Königen und Königinnen nicht verhindern können, selbst wenn sie physiologisch normal erscheinen und weiterhin Eier produzieren. Die neotenischen Geschlechtstiere müssen also im gleichen Sinne als Geschlechtstiere genommen werden wie die Imagines und man kann nicht von Ersatzgeschlechtstieren sprechen. Selbst im natürlichen Wachstum einer Kolonie konnte ich ähnliche Beobachtungen machen. Die meisten meiner Primärkolonien liessen die im 3. oder 4. Jahr entstehenden Nymphen zu neotenischen Königen und Königinnen werden, obschon das Elternpaar normal funktionierend vorhanden war. Diese neotenischen Könige und Königinnen leben dann meist einige Zeit mit dem imaginalen Paare zusammen in der gleichen Kolonie, doch das imaginale Paar verschwindet, wenigstens in meinen Laboratoriumsbedingungen, früher oder später. Es scheint mir dieser Wechsel der Geschlechtstiere recht sinnvoll zu sein, denn ich habe beobachtet, dass die imaginale Königin nie fruchtbarer ist als eine gleichalte neotenische Königin. Da aber eine Primärkolonie nur eine imaginale Königin besitzt, ist das Wachstum des Staates langsam. Sobald neben ihr noch 10-15 neotenische Königinnen vorhanden sind, die ebenfalls Eier produzieren, kann die Kolonie viel schneller wachsen. Es ist allerdings nötig, dass diese Beobachtungen noch durch Versuche in der Natur bestätigt werden.

Wenn nun in einem kleinen Staate, wie z.B. bei *Calotermes*, oder den Primärkolonien von *Reticulitermes*, meist keine neotenischen Geschlechtstiere und wenig Soldaten entstehen, solange das imaginale Königspaar vorhanden ist, scheint mir das eher darauf zu beruhen, dass durch die ständige Produktion von Jungermiten und durch die Ernährung der Soldaten und des Königspaares soviel vom Nahrungspotential in Anspruch genommen wird, dass die noch nicht genügend zahlreichen arbeitenden Individuen sich nicht verwandeln können, weil sie keine Fettreserven besitzen. Gelingt es jedoch einzelnen Tieren, sich einen Fettvorrat zuzulegen, so können sie sich, seien sie nun Arbeiter, Pseudergaten oder Nymphen, verwandeln, wenn die Reaktion des Staates auf ihre

Anwesenheit genügend stark ist, um als nervöser Stimulus den Funktionswechsel auszulösen.

In meinen kleinen Versuchsgruppen und in grösseren Kolonien ist mir immer wieder aufgefallen, dass, selbst wenn Geschlechtstiere in genügender Zahl vorhanden waren, sich dann und wann neue neotenische Könige und Königinnen bildeten, um meist kurz nach ihrem Erscheinen wieder zu verschwinden. Dasselbe wird oft bei den Soldaten beobachtet. Es scheint also das Nahrungspotential zu sein, welches die Bildung von Nymphen, Imagos, neotenischen Geschlechtstieren und Soldaten erlaubt. Solange ein Staat genügend Nahrung und genügend Arbeiter besitzt, sind Verwandlungen möglich, sowie aber das feine Zünglein an der physiologischen Waage einen leichten Nahrungsmangel anzeigt, werden Soldaten und evtl. unerwünschte Geschlechtstiere durch Kannibalismus unterdrückt, Nymphen zu Pseudergaten gemacht und Neuformationen verhindert.

Ich möchte deshalb die Hypothese der ektohormonalen Steuerung der Kastenformation durch diejenige der „indirekten Steuerung der Kastenproduktion mittels Nahrungspotential“ ersetzen.

Résumé.

Chez *Reticulitermes lucifugus* et sa sous-espèce *Reticulitermes l. santonensis*, il y a deux stades larvaires. Ces jeunes Termites, morphologiquement indifférenciés, deviennent à partir du stade 3 soit des nymphes, soit des ouvriers. La détermination se fait par des facteurs extrinsèques.

Il n'y a qu'une seule sorte de nymphes. Elles parcourent 6 stades. Les imagos se trouvent alors au stade 9. Les nymphes peuvent dévier vers la caste ouvrière et devenir actives lorsqu'elles sont mal alimentées. On les appelle alors des faux-ouvriers ou pseudergates.

Les ouvriers n'arrivent jamais à un stade adulte. Pendant toute leur vie ils subissent de temps en temps des mues, mais ils ne grandissent plus à partir du stade 9.

Les nymphes des stades 6, 7 et 8 peuvent devenir des sexués néoténiques brachyptères de grande taille, en subissant une seule mue. Les néoténiques issus des nymphes du stade 7 sont les plus fréquents dans les sociétés de *Reticulitermes*.

Aussi les pseudergates de tous les stades au-dessus du cinquième peuvent se transformer en néoténiques. Selon l'état de régression des caractères nymphaux, ces sexués sont alors brachyptères, pseudaptères ou aptères. La transformation se fait par une seule mue.

Même les ouvriers se transforment en sexués néoténiques. Ils se sexualisent par deux mues consécutives et passent par le stade intermédiaire de la pseudonymphe. Tous les ouvriers peuvent à partir du stade 4 devenir des néoténiques. Les ouvriers des stades 4 et 5 acquièrent pendant leur transformation en pseudonymphe des caractères nymphaux et donnent ensuite des sexués qui sont soit brachyptères, soit pseudaptères, mais de petite taille. Seulement les ouvriers au-dessus du stade 5 donnent les grands sexués aptères.

Aux stades 4 et 5, seuls les ouvriers de sexe femelle peuvent acquérir des caractères nymphaux. Les sexués mâles, qui se forment avec difficulté, sont toujours aptères.

Chaque individu (nymphe, pseudergate ou ouvrier), quelle que soit sa provenance, semble pouvoir se transformer en sexué s'il subit une perturbation physiologique par des stimuli mécaniques ou sociaux. Il faut cependant que deux facteurs soient remplis.

L'individu ne peut réagir et se transformer que s'il est riche en corps gras et s'il se trouve au premier tiers de son stade.

Les essais ont montré que les néoténiques peuvent se former dans n'importe quelle société. Dans les colonies primaires, pourvues du couple imaginal et de 20 à 30 ouvriers, un ou même plusieurs de ces derniers peuvent se sexualiser, malgré la présence des imagos, lorsque les stimuli transformateurs sont assez forts. Dans les jeunes colonies normales et non perturbées, les premières nymphes qui se forment deviennent presque toujours des sexués néoténiques quand elles ont atteint le stade 7. Ceci malgré la présence du couple royal et fonctionnel. L'apparition des néoténiques entraîne ensuite généralement la disparition des sexués imaginaires, qui ne sont plus soignés ni nourris.

Ceci semble montrer que, dans le genre *Reticulitermes*, l'inhibition hormonale n'a pas de pouvoir dans la régulation sociale.

Summary.

In *Reticulitermes lucifugus* and its subspecies *Reticulitermes l. santonensis* there are two instars of morphologically undifferentiated "Young". These young are at the origin of all the different castes. The caste differentiation is due to extrinsic factors. Well fed young acquire wing pads at the third instar. The wing-padded "Nymphs" become, under normal conditions, alate reproductives at the ninth instar. When badly fed these nymphs can however deviate towards the worker caste and become active. This development is accompanied by a regression of the nymphal characters. These active and regressing nymphs are called "Pseudergates". Poorly fed young become workers, which are small at the third instar and arrive at their maximum size at the ninth instar. But even then they continue to moult from time to time as long as they live.

The normal, wing-padded nymphs of the 6th, 7th and 8th instar can undergo one moult, which transforms them into neotenic kings and queens. These reproductives are always big and brachypterous. The nymphs of the 7th instar are the main source of neotenic kings and queens in the genus *Reticulitermes*.

All pseudergates which are above the 5th instar can become neoténics. As with the nymphs one transforming moult is necessary. According to the degree of regression of the nymphal characters, they belong to the brachypterous, pseudapterous or apterous type.

Even the worker caste is not sterile. All workers, which have surpassed the 3rd instar, seem to be capable of sexualisation. This transformation needs however two consecutive moults and the intermediate instar of the "Pseudonymph". The pseudonymphs which develop from workers of the 4th and 5th instar acquire wing pads. The reproductives thus become brachypterous, but are of very small size. Only the workers which are above the 5th instar produce normally sized apterous neoténics. Among the young workers only those of female sex can change into neoténics.

The sexualisation seems to be a response to a perturbation, either of mechanical or of social nature. But the nymphs, pseudergates and workers can only react to such a stimulus if the two following conditions are fulfilled. The animal must possess a reserve of fat-body and it must have passed the first third of its instar. Otherwise it is unable to react.

Experiments have shown that in any group of Termites, whatever its social composition may be, neoténics can be formed. Even in incipient colonies composed of the royal imaginal couple and some workers, the latter can become neoténics if they are individually perturbed by manipulation. In normal young colonies the first wing-padded nymphs which appear become—apparently through social perturbations—neotenic kings and queens (as soon as they arrive at the 7th instar) instead of developing into young alates. This happens in spite of the presence of a normally functioning

imaginal king and queen. In most cases the latter disappear there upon, as the workers feed the neotenics more often and let the original royal couple starve.

This observation seems to indicate that the theory of ectohormonal inhibition can not be applied to the problem of social regulation in the genus *Reticulitermes*.

BIBLIOGRAPHIE.

1950. BUCHLI (H.). — La parthénogenèse, les rapports entre sexués et leur influence sur la ponte chez *Reticulitermes lucifugus* R. (*C. R. Acad. Sc.*, **230**, 1697-1699). — 1951. Les potentialités évolutives des castes chez le *Reticulitermes* de Saintonge (*Rhinotermitidae*) (*Ibid.*, **233**, 206-208).
1934. CASTLE (G. B.). — The experimental determination of caste determination in Termites (*Science*, **80**, 314).
1946. FEYTAUD (J.). — Le peuple des Termites (*Presses Univ. de France*, 1-127).
1937. GHIDINI (G. M.). — I Reali di terza forma in *Reticulitermes lucifugus* R. (*Mem. della Soc. Entom. Ital.*, **16**, 95-109).
1949. GRASSÉ (P. P.). — Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie*, **9**, 408-544, Paris, Masson).
1946. GRASSÉ (P. P.), NOIROT (Ch.). — La production des sexués néoténiques chez les Termites au cou jaune (*Calotermes flavicollis*) : Inhibition germinale et inhibition somatique (*C. R. Acad. Sc.*, **223**, 869-871). — 1947. Le polymorphisme du Termite au cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives (*Ibid.*, **224**, 219-221).
1909. HOLMGREN (N.). — Termitenstudien (*Kungl. Svenska Vetenskaps Akad. Handlingar*, **44**, **46**, **48**, **50**).
1944. LIGHT (S. F.). — Experimental studies on ectohormonal control of the development of supplementary reproductives in the Termite genus *Zootermopsis* (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **43**, 413-454).
1937. LIGHT (S. F.), HARTMAN (O.), EMERSON (O. H.). — The efficacy of extracts from the bodies of functioning supplementary reproductives of Termites in inhibiting or retarding neotenic sexual development in isolated nymphs (*Suppl. Anat. Record*, 122-123).
1945. LIGHT (S. F.), ILLG (P.). — Rate and extent of development of neotenic reproductives in groups of nymphs of the Termite genus *Zootermopsis* (*Univ. Calif. Publ. Zool.*, **53**, 1-40).
1951. LIGHT (S. F.), WEESNER (F. M.). — Further studies on the production of supplementary reproductives in *Zootermopsis* (*Jour. of Experimen. Zool.*, **117**, 397-414).
1951. LÜSCHER (M.). — Ueber die Determination der Ersatzgeschlechtstiere bei der Termite *Calotermes flavicollis* Fabr. (*Rev. Suisse de Zool.*, **58**, 404-408). — 1952. Die Production und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Calotermes flavicollis* Fabr. (*Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **34**, 123-141).
1932. PICKENS (A. L.). — Observations on the Genus *Reticulitermes* Holmgren (*Pan-Pacif. Entom.*, **8**, 179-180).

LES SEXUÉS DE REMPLACEMENT CHEZ LES TERMITES SUPÉRIEURS (*TERMITIDAE*)

par

Ch. NOIROT

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris.

La différenciation des sexués de remplacement a donné lieu à de nombreux travaux chez les espèces de Termites habitant les régions tempérées, c'est-à-dire des représentants des Termopsidae, Calotermitidae, Rhinotermitidae ; si le déterminisme du phénomène reste obscur, du moins son déroulement est-il assez bien connu, et l'origine des sexués de remplacement précisée de façon satisfaisante. Il n'en va pas de même dans la famille des Termitidae, ou Termites supérieurs, qui pourtant groupe la majorité des Isoptères, car les espèces qui la composent sont presque exclusivement cantonnées dans les régions tropicales et équatoriales. Nous essayons ici de rassembler les faits connus et, avec l'appoint d'observations personnelles, d'en tirer une synthèse dont le caractère tout à fait provisoire doit être souligné dès l'abord.

La classification des Termites adoptée ici est celle de GRASSÉ (1949), compte tenu de la nouvelle sous-famille des Apicotermitinae (GRASSÉ et NOIROT, 1954). La nomenclature est conforme, à quelques détails près, au catalogue de SNYDER (1949).

I. — ORIGINE ET MODE DE DIFFÉRENCIATION DES SEXUÉS DE REMPLACEMENT

On connaît trois grands types de sexués de remplacement : *imagos*, *néoténiques brachyptères* (correspondant aux reproducteurs de la deuxième forme des anciens auteurs) et les néoténiques aptères (ou reproducteurs de la troisième forme) ou *sexués ergatoïdes*. Les néoténiques brachyptères proviennent de nymphes ; quant aux néoténiques aptères, leur origine n'est pas toujours évidente, mais nous démontrerons que dans certains cas au moins ils dérivent d'ouvriers.

1. — Les sexués de remplacement imaginaires.

Les imagos ailés ne deviennent normalement fonctionnels qu'après l'essaimage. Comme GRASSÉ (1942) l'a montré, cet essaimage n'est pas nécessaire à la reproduction, mais le facteur essentiel est l'isolement des imagos, qui soustrait le couple fondateur à l'influence de la colonie où il s'est développé. Chez les Termites inférieurs, cet isolement paraît indispen-

sable; placés dans une colonie orpheline, des imagos ailés ne deviennent jamais féconds (*Calotermes*, *Reticulitermes*); toutefois, si la mue imaginale a lieu *après* que la société a été privée de ses reproducteurs, les ailés mûrissent parfois *in situ*, mais alors ils n'acquièrent pas tous les caractères imaginaires (pigmentation incomplète, ailes mal formées...), ce sont les *pseudimagos* (GRASSÉ, 1949), d'aspect différant nettement de celui des sexués normaux.

Chez les *Termitidae*, on a trouvé à plusieurs reprises des sexués de remplacement identiques aux imagos normaux, mais à pigmentation incomplète et qui se sont donc différenciés de la même façon que les *pseudimagos*. Parfois encore, on a trouvé des sexués imaginaires nombreux, tout à fait normaux, bien pigmentés; on suppose là encore qu'ils proviennent d'ailés ayant mûri sans essaimage. Nous avons obtenu expérimentalement une telle maturation chez un *Anoplotermes* de Côte d'Ivoire (1): en réunissant en élevages 100 à 200 ouvriers avec une dizaine d'ailés provenant de la même colonie, ces derniers ne tardent pas à perdre leurs ailes, et les œufs apparaissent dans les élevages au bout de huit à trente-six jours (œufs viables, qui donnent naissance à des larves); tous les imagos qui survivent se désaillent et deviennent féconds (dans nos élevages, nous avons retrouvé, au bout de deux à quatre mois, entre trois et neuf imagos de remplacement). Si on associe en élevage des ouvriers et des nymphes (du dernier ou de l'avant-dernier stade), celles-ci continuent leur développement normal et subissent la mue imaginale; ce sont les insectes parfaits qui ensuite se désaillent et mûrissent sur place; nous n'avons jamais obtenu de néoténiques chez cet *Anoplotermes*.

Ces observations et les résultats de récoltes faites par différents chercheurs (voir 2^e partie) indiquent donc que les sexués de remplacement imaginaires jouent un rôle important chez les *Termitidae*. Ce rôle pourrait être encore plus considérable, comme le suggère l'observation suivante:

Nous avons en Côte d'Ivoire essayé d'obtenir des sexués de remplacement en supprimant le couple royal dans des termitières naturelles de diverses espèces; la seule colonie de *Nasutitermes arborum* qui survécut à l'opération (2) fut ouverte cinq mois plus tard et nous livra *un couple* de reproducteurs imaginaires, tout à fait semblable à un couple fondateur; mais la femelle ne montrait encore qu'un début de physogastrie et mesurait seulement 13 mm de longueur et 2,5 mm de largeur maximum. Il n'est pas douteux que, si ce nid avait été exploré plus tard, rien n'aurait pu indiquer à un observateur non prévenu que le couple royal était un couple de remplacement. Or un tel processus (différenciation d'un seul couple d'imagos de remplacement) est peut-être la règle dans certaines espèces; chez les *Macrotermitinae* on n'a jamais signalé de sexués de remplacement; mais HARMS avait déjà observé en 1927 la différenciation d'*un seul couple*

(1) Cet *Anoplotermes* est très proche d'*A. sanctus* Silvestri; il s'en distingue par sa taille plus petite, son pronotum à bord postérieur plus étroit, ses ocelles plus grands et plus proches des yeux.

(2) Dans un grand nombre de cas, l'opération a malheureusement conduit à la disparition de la société, envahie par les Fourmis.

de reproducteurs imaginaux après enlèvement du couple royal chez *Macrotermes gilvus* à Java ; les observations étendues de COATON (1949) sur les champignonnistes d'Afrique du Sud (*Bellicositermes natalensis*, *Odontotermes badius*, *O. latericius*) montrent également que ces Termites sont capables de produire des sexués de remplacement *imaginaux*, toujours en très petit nombre (souvent un seul couple, au maximum deux rois et six reines) ; les reproducteurs ainsi produits ne se distinguent en rien des sexués fondateurs, les reines atteignent une physogastrie considérable. COATON pense même que le remplacement des reproducteurs trop vieux par de jeunes imagos serait un processus normal dans les espèces qu'il a étudiées.

2. — Néoténiques provenant de nymphes.

La majorité des sexués de remplacement signalés chez les *Termitidae* sont du type « néoténiques brachyptères ». Leur morphologie est voisine de celle des nymphes âgées (1), surtout par l'existence de fourreaux alaires plus ou moins développés. Toutefois, dans tous les cas où une description suffisamment précise en a été donnée, il apparaît que ces néoténiques ne sont pas identiques aux nymphes normales ; par exemple, les nombreux néoténiques obtenus expérimentalement par WEYER (1930) chez *Microcerotermes amboinensis* présentent des fourreaux alaires de taille très variable (depuis de simples rudiments jusqu'à des fourreaux atteignant l'extrémité postérieure du corps), mais ils ne sont jamais identiques à ceux des nymphes normales, ce qui a conduit WEYER à admettre que ces néoténiques dérivent de nymphes, après avoir subi une ou plusieurs mues particulières. Au cours d'élevage de *Microcerotermes parvus* (Côte d'Ivoire) comportant des ouvriers et des nymphes des deux derniers stades, nous avons obtenu plusieurs néoténiques, possédant des fourreaux alaires de longueur assez variable, mais toujours intermédiaire entre celle des deux derniers stades nymphaux ; les fourreaux alaires de nos néoténiques étaient en outre (comme ceux de WEYER) plus étroits que ceux des nymphes ; là aussi il est évident qu'une mue au moins précède la transformation d'une nymphe en néoténique, comme c'est la règle chez les Termites inférieurs (GRASSÉ et NOIROT, 1946) ; chez ces derniers, la mue en question s'accompagne le plus souvent d'un raccourcissement des fourreaux alaires, allant parfois jusqu'à leur disparition complète. Il est possible qu'il en soit de même chez les *Termitidae*, et nous pensons que des néoténiques dits « ergatoïdes » parce que ne présentant aucune ébauche alaire peuvent pourtant provenir de nymphes (voir plus loin).

3. — Néoténiques provenant d'ouvriers.

Les ouvriers des Termites apparaissent aujourd'hui comme des individus ayant subi un *arrêt de différenciation*, mais non pas forcément un arrêt de

(1) Rappelons que le nom de *nymphes* désigne les individus immatures possédant des fourreaux alaires, le terme de *larves* étant réservé à ceux qui en sont dépourvus.

développement (GRASSÉ, NOIROT, CLÉMENT, BUCHLI, 1950 ; NOIROT, 1954, 1955) ; dans bien des espèces de *Termitidae*, les ouvriers sont capables de muer, soit pour produire des soldats, soit pour donner des ouvriers d'un stade supérieur (NOIROT, 1954, 1955). Dans cette perspective, il devient beaucoup moins extraordinaire de voir les ouvriers accéder à la maturité sexuelle. Si les ouvriers sont à bien des égards des individus *larvaires*, les sexués qui en dérivent doivent être considérés comme de véritables *néoténiques*.

Chez les *Rhinotermitidae* (1), la sexualisation des ouvriers est maintenant bien établie (GRASSI et SANDIAS, 1893 ; JUCCI, 1924 ; WEYER, 1930 ; MILLER, 1942 ; BUCHLI, 1951, 1956), mais chez les *Termitidae* on ne disposait que de l'examen, assez sommaire, de récoltes dans la nature ; ainsi relève-t-on çà et là dans la littérature la trouvaille de sexués de remplacement *ergatoïdes*, que les auteurs supposent, plus ou moins explicitement, être originaires d'ouvriers ou de larves d'ouvriers. Beaucoup de ces *ergatoïdes* sont en réalité pourvus d'yeux composés et même d'ocelles, leur thorax (quand il est décrit !) diffère souvent de celui des ouvriers (pronotum plat, et non ensellé, angles postérieurs des meso- et metanotum plus ou moins marqués), si bien que la plupart nous paraissent plutôt provenir de *nymphes* ; ainsi les sexués de remplacement décrits par SILVESTRI (1902-1903) chez *Nasutitermes fulviceps*, par HOLMGREN (1913) chez *Nasutitermes regularis* et *Nasutitermes takasagænsis* (= *piciceps*), par BATHELLIER (1927) chez *Nasutitermes matangensis*, par KEMNER (1934) chez *Lacessititermes batavus* et *Nasutitermes acutus* (= *Subulitermes buitenzorgi*) (2). En revanche, les ouvriers *gynécoïdes* décrits par SILVESTRI (1901, 1902, 1903) chez *Microcerotermes strunckii* se rapprochent beaucoup des ouvriers et en proviennent presque sûrement.

Nous avons eu la chance de rencontrer en abondance, en Côte d'Ivoire, des sexués de remplacement analogues chez *Termes hospes* et pouvoir étudier leur formation. Nous résumons ici l'essentiel de nos observations, dont le détail est donné ailleurs (NOIROT, 1955). Les ouvriers de *Termes hospes* passent par trois stades successifs, et la sexualisation peut s'effectuer à partir de l'un quelconque de ces trois stades. Le sexué ergatoïde (3) fonctionnel diffère très peu de l'ouvrier : absence complète des yeux, thorax semblable, tégument dépigmenté ; la tête est un peu plus petite, les appendices un peu plus longs (mais les antennes ont quatorze articles comme chez les ouvriers). La sexualisation de l'ouvrier se fait au cours de deux mues successives : apparaît d'abord un stade intermédiaire, ou *ergatoïde immature*, stade assez bref, où l'animal est gavé par les ouvriers ; il reçoit du

(1) Chez les *Calotermitidae* et les *Termopsidae*, il n'y a pas de véritables ouvriers, mais les *pseudergates*, qui annoncent cette caste, se transforment facilement en néoténiques (GRASSÉ et NOIROT, 1947).

(2) Les « néoténiques » décrits par CACHAN (1949) chez divers *Nasutitermes* et *Coarctotermes* de Madagascar ne sont probablement que les ouvriers des stades ultimes, comme en témoigne leur pigmentation.

(3) Nous n'avons pas retenu le terme de « gynécoïde » employé par SILVESTRI, car cette catégorie d'individus compte aussi bien des mâles que des femelles.

bois mâché, comme le montre le contenu de son tube digestif, mais peut-être aussi un aliment plus élaboré, et il accumule des réserves dans son tissu adipeux ; les derniers sternites abdominaux (identiques dans les deux sexes chez les ouvriers) montrent déjà un net dimorphisme sexuel ; les gonades elles-mêmes se développent beaucoup, et surtout les conduits génitaux et les glandes annexes. Une deuxième mue transforme alors l'ergatoïde immature en *ergatoïde fonctionnel*, où les gonades arrivent à maturité. Ces derniers, toujours nourris par les ouvriers, reçoivent également du bois mâché ; les réserves accumulées au stade précédent paraissent s'épuiser rapidement, leur fécondité est limitée, et ils semblent avoir une vie assez brève. Cette faible fécondité est compensée par leur nombre : plusieurs centaines de sexués ergatoïdes sont présents à la fois ; en outre, la production en paraît continue, car nous avons toujours trouvé, à côté des ergatoïdes fonctionnels, de nombreux ergatoïdes immatures et des ouvriers sur le point de se transformer.

D'autres observations, faites sur *Microcerotermes amboinensis* (NOIROT, 1955), parlent dans le même sens. Dans le matériel que nous a généreusement confié le professeur WEYER, nous avons trouvé des individus ne différant des ouvriers vrais que par de menus détails de morphologie, mais ayant des gonades beaucoup plus développées quoique non fonctionnelles. Or ces individus provenaient de colonies dont le couple royal avait été retiré cinq semaines auparavant : nous pensons qu'il s'agissait d'ergatoïdes immatures, la sexualisation n'ayant pas eu le temps d'aller jusqu'à son terme.

Ainsi, au moins dans certaines espèces de *Termitidae*, les ouvriers peuvent devenir féconds, mais là encore nous voyons la sexualisation s'effectuer au cours de *mues* particulières. Que ces mues soient au nombre de deux chez *Termes hospes* doit être rapproché des observations de BUCHLI chez *Reticulitermes* (1951, 1956).

II. — LES SEXUÉS DE REMPLACEMENT DANS LES DIVERSES SOUS-FAMILLES DE *TERMITIDAE*

Mises à part de très rares études expérimentales, nous sommes réduits aux trouvailles de sexués de remplacement, mentionnées çà et là dans la littérature. On verra qu'au total, sur les 1 100 espèces ou sous-espèces connues de *Termitidae*, un petit nombre seulement ont fourni des sexués de remplacement ; ces trouvailles occasionnelles ne permettent certes pas d'apprécier de façon exacte la faculté des divers *Termitidae* à former des sexués de remplacement, et il est certain qu'on ne peut rien dire au sujet des nombreuses espèces à nid souterrain, où les reproducteurs sont toujours difficiles à trouver, souvent même encore inconnus ; il n'en est pas de même dans quelques formes communes, à nids épigés, où le couple royal est très facile à découvrir ; les nombreuses récoltes effectuées permettent alors de serrer de plus près les potentialités des espèces en question.

1. — Sous-famille des *Amitermitinae*.

La présence de *néoténiques brachyptères* provenant de nymphes a été fréquemment signalée, notamment dans le genre *Amitermes* : *Amitermes amifer* (SILVESTRI, 1902), *Amitermes evuncifer*, *Amitermes capicola* (SILVESTRI, 1914), *Amitermes elongatus* (SJÖSTEDT, 1926), *Amitermes laurensis* (1), *Amitermes scopulus* (1) (MjöBERG, 1920), *Amitermes obeuntis* (1), *Amitermes meridionalis* (1), *Amitermes vitiosus* (1), (HILL, 1942) ; nous avons trouvé en Côte d'Ivoire une colonie d'*Amitermes evuncifer* contenant plusieurs dizaines de tels reproducteurs. On relève en outre : *Gnathamitermes tubiformans* (BANKS et SNYDER, 1920), *Globitermes sulphureus* (1) (JOHN, 1925), *Ahamitermes pumilus*, *Drepanotermes rubriceps* (1) (HILL, 1942).

Ces néoténiques, différenciés à partir de nymphes, forment le seul type de sexués de remplacement actuellement connus avec certitude chez les *Amitermitinae*.

2. — Sous-famille des *Microcerotermitinae*.

Ce groupe, composé du seul genre *Microcerotermes*, est parfois rattaché aux *Amitermitinae*. Incontestablement primitifs, les *Microcerotermes* forment facilement des sexués de remplacement. La plupart du temps, il s'agit de néoténiques provenant de nymphes, à fourreaux alaires plus ou moins développés. Outre les travaux de WEYER (1930) sur *Microcerotermes amboinensis* déjà cités, et nos propres observations sur *Microcerotermes parvus*, on relève : *Microcerotermes sikorae* (SJÖSTEDT, 1904), *Microcerotermes los-banosensis* (OSHIMA, 1920), *Microcerotermes celebensis* (KEMNER, 1924), *Microcerotermes biroï*, *nervosus*, *serratus*, *turneri* (HILL, 1942). Nous avons, d'autre part, récolté des sexués de remplacement *imaginaux* chez *Microcerotermes parvus*.

Enfin, il peut y avoir également des néoténiques *ergatoïdes*, tels ceux décrits par SILVESTRI (1901, 1902, 1903) chez *Microcerotermes strunckii*, et dont nous avons étudié la différenciation chez *Microcerotermes amboinensis* (voir plus haut).

3. — Sous-famille des *Termitinae* (= *Mirocapritermitinae* Kemner).

Ce grand groupe, peut-être hétérogène, rassemble des formes qui présentent des degrés très divers d'évolution. Par sa vaste répartition géographique, son polymorphisme, son régime xylophage (la plupart des

(1) Les descriptions très succinctes de ces néoténiques ne permettent pas de déterminer avec une certitude absolue à quel type ils appartiennent.

autres sont humivores), le genre *Termes* (= *Mirotermes*) apparaît comme un des plus primitifs. Tous les types de sexués de remplacement y sont connus : nous avons étudié précédemment les ergatoïdes de *Termes hospes*, et cette même espèce nous a livré en Côte d'Ivoire des sexués de remplacement *imaginaux* : dans une colonie étudiée à Adiopodoumé, nous avons observé plusieurs dizaines d'imagos désaillées, à pigmentation pas tout à fait aussi foncée que celle des imagos normaux ; les femelles, un peu plus nombreuses que les mâles, étaient à peine physogastres, mais incontestablement fonctionnelles ; de tels imagos de remplacement ont été signalés par HILL (1942) chez *Termes kræpelinii*. Enfin, des néoténiques brachyptères ont été signalés chez *Termes saltans* par SILVESTRI (1903) et chez *Termes laticornis* par HOLMGREN (1913).

Dans les autres genres, les documents sont plus pauvres : on a signalé des néoténiques brachyptères chez *Spinitermes brevicornutus* (SILVESTRI, 1903), *Spinitermes nigrostomus* (= *gracilis*) (HOLMGREN, 1906), *Capritermes capricornis* (SJÖSTEDT, 1904), mais le plus souvent il s'agit de sexués de remplacement *imaginaux* : *Paracapritermes primus*, *Protocapritermes krisiformis* (HILL, 1942), *Cubitermes æmulus*, *Cubitermes curtatus*, *Cubitermes proximatus* (SILVESTRI, 1914).

Il est intéressant de noter qu'on n'a jamais découvert de néoténiques chez les *Cubitermes* et genres voisins d'Afrique, dont les nids épigés (souvent en forme de champignons) sont pourtant si fréquents et où le couple royal est si facilement découvert ; des milliers de nids ont sans doute été explorés par des entomologistes avertis, et les seuls sexués de remplacement découverts ont été du type imaginal. Dans la forêt de Côte d'Ivoire, nous avons supprimé le couple royal dans plusieurs termitières de *Thoracotermes brevinotus* et de *Noditermes curvatus* ; dans les cinq nids qui ont survécu à l'opération, nous n'avons obtenu *aucun* sexué de remplacement : au bout de plusieurs mois, la population ne comptait plus que des ouvriers et des soldats.

Par rapport au genre *Termes*, les *Cubitermes*, *Noditermes*, *Thoracotermes* ont un type de polymorphisme beaucoup plus évolué (NOIROT, 1954, 1955) ; les constatations précédentes permettent de penser que, corrélativement, la différenciation de néoténiques est devenue très difficile, voire impossible.

4. — Sous-famille des *Apicotermitinae*.

Aucun sexué de remplacement n'a encore été découvert parmi les représentants de cette sous-famille, dont l'individualité a été récemment démontrée (GRASSÉ et NOIROT, 1954).

5. — Sous-famille des *Nasutitermitinae* (1).

Bien que cette sous-famille soit de beaucoup la plus nombreuse (près de 500 espèces connues), les documents la concernant sont particulièrement pauvres. En particulier, il est regrettable que les formes primitives, localisées en Amérique du Sud, soient si mal connues.

La formation de néoténiques brachyptères paraît très fréquente dans le genre *Armitermes*: *Armitermes festivellus*, *Armitermes euamignathus* (SILVESTRI, 1903), *Armitermes minutus* (EMERSON, 1925), et chez *Armitermes neotenicus*. HOLMGREN (1906), explorant de nombreux nids, a toujours trouvé un grand nombre de reines néoténiques associées avec un seul roi imaginal.

Des néoténiques brachyptères ont encore été décrits chez *Nasutitermes fuscipennis*, *Nasutitermes takasagoensis* (= *piciceps*) (HOLMGREN, 1913), *Nasutitermes dixonii* (HILL, 1942), *Subulitermes parvellus* (EMERSON, 1933). Nous avons vu en outre (p. 148) que les prétendus « ergatoïdes » trouvés chez divers *Nasutitermes* et *Lacessitermes* dérivait probablement de nymphes et devaient s'homologuer aux néoténiques brachyptères; à notre connaissance, aucun sexué ergatoïde véritable n'est connu avec certitude chez les *Nasutitermitinae*.

Il semble du reste que, au sein même du genre *Nasutitermes*, les diverses espèces ont des facultés très inégales de produire des néoténiques: ainsi HILL (1942) signale que l'exploration de plus de 1 000 termitières de *Nasutitermes exitiosus* a toujours procuré des sexués imaginaires normaux.

Rappelons enfin que chez *Nasutitermes arborum* nous avons obtenu le remplacement du couple royal par un seul couple de sexués imaginaires.

6. — Sous-famille des *Macrotermitinae*.

Cet ensemble très homogène est considéré souvent comme assez primitif, sur la foi des seules données morphologiques. En réalité, par leur biologie très complexe (nids hautement organisés, édification de « meules à champignons ») comme par leur polymorphisme (voir NOIROT, 1955), les Termites champignonnistes ont atteint un des sommets de l'évolution vers la vie sociale et méritent sans doute de constituer une famille distincte (GRASSÉ et NOIROT, 1954).

On n'a jamais rencontré de néoténiques chez les *Macrotermitinae*; vu le nombre considérable de nids explorés par de nombreux chercheurs, tant en Afrique qu'en Asie, cette constatation nous paraît hautement significative; rappelons en outre que, dans ses expériences de suppression du couple

(1) Le genre *Anoplotermes* est rangé tantôt parmi les *Nasutitermitinae*, tantôt parmi les *Armitermitinae*; il s'agit, en tout cas, d'une forme très évoluée. SILVESTRI (1914) a trouvé des imagos de remplacement chez *A. tranquillus* et nous en avons obtenu expérimentalement (voir p. 146).

royal en Afrique du Sud, COATON (1949) a toujours obtenu des sexués de remplacement *imaginaux*.

7. — Conclusion.

S'il est permis de tirer une conclusion de faits aussi épars, on peut remarquer que la faculté de former des néoténiques paraît diminuer au fur et à mesure que l'évolution sociale progresse. La sexualisation des ouvriers n'a été observée que chez les genres primitifs *Termes* et *Microcerotermes*; la transformation des nymphes en néoténiques est beaucoup plus répandue, mais cette potentialité paraît avoir disparu chez les formes au polymorphisme le plus évolué (*Cubitermes* et genres voisins, *Macrotermitinae*); chez ces derniers, seuls les imagos pourraient donner des sexués de remplacement.

III. — DÉTERMINISME DE LA FORMATION DES SEXUÉS DE REMPLACEMENT

Nous serons très bref sur cette question, sur laquelle notre ignorance est encore profonde.

Chez les Termites inférieurs, on a démontré que les néoténiques se différencient à la suite d'une mue particulière (GRASSÉ et NOIROT, 1946; LÜSCHER, 1952; BUCHLI, 1951, 1956). Les faits connus chez les *Termitidae* autorisent à généraliser cette notion, tant en ce qui concerne la sexualisation des nymphes que celle des ouvriers (voir 1^{re} partie). Il en résulte qu'un *Termite* (*imago excepté*) ne pourrait devenir fécond que s'il est encore capable de muer. On comprend ainsi que les soldats restent toujours stériles (les soi-disant soldats fertiles observés parfois chez les Termites inférieurs sont en fait des intercastes). On conçoit également que les ouvriers des *Cubitermes* et des *Macrotermitinae* ne puissent plus se sexualiser, puisqu'ils ne subissent plus de mues (sauf parfois pour donner des soldats). Mais si cette condition (possibilité de muer) est nécessaire, elle n'est pas suffisante, car les nymphes des formes les plus évoluées paraissent incapables de devenir néoténiques.

Quant aux facteurs mêmes qui provoquent la transformation d'un Termite en sexué néoténique, il faut avouer notre ignorance. La théorie des sociohormones ou ectohormones élaborée par PICKENS (1932) est certes séduisante, mais les tentatives de vérification expérimentale faites sur *Calotermes* et *Zootermopsis* ne sont nullement convaincantes et les recherches de BUCHLI (1956) sur *Reticulitermes* ne plaident pas en sa faveur. Nos observations sur les sexués ergatoïdes de *Termes hospes* ne cadrent guère non plus avec cette hypothèse : en présence de nombreux ergatoïdes fonctionnels, beaucoup d'ouvriers continuent à se sexualiser, et l'on trouve en même temps des ouvriers sur le point de muer en ouvrier de stade

supérieur (sans aucune modification des gonades) et d'autres prêts à muer en ergatoïdes immatures, dont les gonades ont déjà subi un début de stimulation. D'une façon plus générale, pourquoi les hypothétiques ectohormones bloqueraient-elles le développement germinal des neutres sans inhiber celui des nymphes de sexués ?

La *nutrition* intervient certainement au cours de la sexualisation : bien que les ergatoïdes de *Termes hospes* soient nourris de bois, il est certain qu'ils sont abondamment gavés par les ouvriers, mais cette suralimentation semble se produire surtout pendant le stade « ergatoïde immature », c'est-à-dire quand la transformation est déjà commencée, car les ouvriers sur le point de se transformer (n'ayant pas encore subi la première mue différenciatrice) n'ont pas accumulé plus de réserves que leurs congénères non modifiés. D'ailleurs, nous avons démontré chez *Calotermes* (GRASSÉ et NOIROT, 1946) qu'une nutrition particulière n'était nullement indispensable à la néoténie. Une alimentation abondante semble constituer un facteur favorable à la sexualisation, peut-être indispensable dans certaines espèces, en fournissant à l'individu les matériaux nécessaires à la maturation des gonades, mais le *primum movens* du phénomène nous paraît être ailleurs.

Reste enfin la possibilité d'*effets de groupe* complexes, à base de stimulations sensorielles (GRASSÉ, 1949). Certes, il s'agit pour l'instant d'une pure hypothèse en ce qui concerne la formation des néoténiques ; dans le cas des sexués de remplacement imaginaires, elle s'impose toutefois avec force : dans une termitière en équilibre, c'est avant tout le *comportement* sexuel qui est inhibé chez les imagos ailés ; s'ils viennent à être libérés de l'influence sociale, soit par l'essaimage, soit expérimentalement, ils manifestent aussitôt ce comportement, pourvu qu'ils aient atteint une certaine maturité physiologique (1). Une telle influence du groupe est particulièrement frappante dans nos observations sur la *Sociotomie* (GRASSÉ et NOIROT, 1951) : chez *Trinervitermes bettonianus*, les imagos ailés participent en plein jour à la migration de la société, sans voler ni manifester le moindre comportement sexuel ; mais, si ces ailés viennent à être séparés de la colonne migratrice, ils ébauchent immédiatement une pariaade, les tandems se forment, les ailes tombent. La soudaineté de ce changement de comportement exclut évidemment l'influence de sociohormones.

Nous connaissons beaucoup trop mal le comportement des Termites pour pouvoir en dire plus, mais il y a sans doute dans cette voie, hérissée de difficultés, bien des découvertes à faire.

Summary.

With the Termitidae supplementary reproductives can have three origins : winged imagines, nymphs and workers. With the last two it is a question of neotenicis.

a) Only in the case of the Termitidae do we know with certainty that the winged

(1) Cette maturité n'est pas en rapport direct avec l'état des gonades, dont le développement au moment de l'essaimage varie beaucoup suivant les espèces.

imagines become sexually mature in the nest. This process is frequent in the family. The laying of eggs by the winged insects can easily be observed in queenless colonies of *Anoplotermes*. This is the only method of producing substitute sexual insects known in the case of the fungus breeding Termitidae.

b) The formation of substitute sexual insects from nymphs seems to be quite widespread. It is always preceded by moulting.

c) Only with the most primitive types of Termitidae is it possible for workers to be sexualised. This is the case with *Termes hospes*. The formation of third-form reproductives takes place during two successive moults. The morphological alterations are very slight but the gonads develop very quickly. The insects remain xylophagous. Through exhaustion of reserves the third-form reproductives live for only a short time, and must be continuously replaced. The facts seem to be the same with *Microcerotermes amboinensis*.

The production of supplementary reproductives in the different sub-families of the Termitidae is briefly examined. From the few known facts, it seems probable that in the course of evolution the individual potentialities are reduced. With the most highly developed forms sexual maturation is only possible for the imagines.

At the present time no theory satisfactorily explains the differentiation of the supplementary reproductives. Neither diet nor the hypothesis of ectohormones seem to be the determining factors. Both the ergatoid reproductives and the workers have a diet of wood; on the other hand the ergatoid reproductives do not prevent other workers from achieving sexual maturation.

The production of imaginal reproductives, i.e. sexual maturation of winged imagines in the colony, seems to be based upon some complex "group effect", in which sensorial stimuli must play an important part.

Zusammenfassung.

Bei den Termitidae können die Ersatzgeschlechtstiere aus 3 Formen entstehen: aus geflügelten Imagines, Nymphen und Arbeitern. Bei den beiden letzteren handelt es sich um neotene Formen.

a) Daß die Geflügelten in ihrem Mutternest geschlechtsreif werden, ist mit Sicherheit nur bei den Termitidae bekannt. Dieser Prozess scheint dort oft vorzukommen. In entweiselten Kolonien von *Anoplotermes* kann man sehr leicht die Eiablage der Geflügelten beobachten. Es scheint dies der einzige Weg der Ersatzgeschlechtstierbildung bei den pilzzüchtenden Termiten zu sein.

b) Die Ersatzgeschlechtstierbildung aus Nymphen scheint ziemlich verbreitet zu sein, ihr geht immer eine Häutung voraus.

c) Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß nur bei den primitivsten Arten der Termitidae Ersatzgeschlechtstiere aus Arbeitern entstehen können. Dies ist der Fall bei *Termes hospes*. Die Arbeiter werden in zwei aufeinander folgenden Häutungen zu Ersatzgeschlechtstieren. Die morphologischen Veränderungen sind sehr gering, aber die Gonaden entwickeln sich sehr schnell, obwohl die Ernährung durch Holz beibehalten wird. Die Ersatzgeschlechtstiere leben infolge Erschöpfung der Reserven nur kurze Zeit und werden fortlaufend ersetzt. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Microcerotermes amboinensis*.

Die Bildung der Ersatzgeschlechtstiere in den verschiedenen Unterfamilien wird kurz besprochen. Die wenigen bekannten Tatsachen machen es wahrscheinlich, daß im Laufe der Evolution die individuellen Potenzen eingeschränkt werden. Eine Geschlechtsreife ist schließlich nur noch bei den Imagines möglich.

Zur Zeit kann keine Theorie in befriedigender Weise die Bildung der Ersatzgeschlechtstiere erklären, weder die Nahrungsfaktoren (die ergatoiden Ersatzgeschlechtstiere fressen weiterhin Holz), noch die Hypothese der Ektohormone führen zum

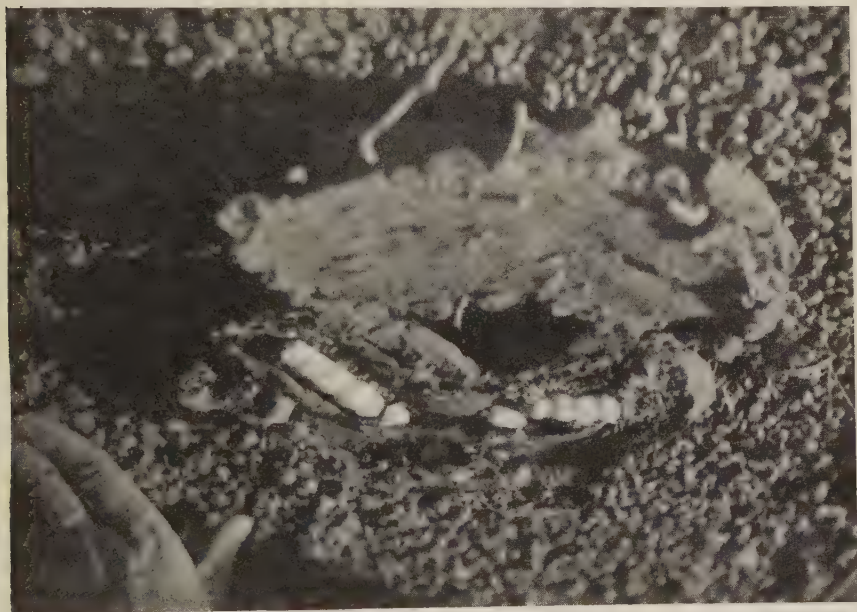
Verständnis (weil die ergatoiden Ersatzgeschlechtstiere nicht die Bildung von ihresgleichen verhindern).

Die Bildung der imaginalen Ersatzgeschlechtstiere, d.h. die Eiablage Geflügelter im Mutternest, scheint sich auf einen komplexen "Gruppeneffekt" zu begründen, wobei sensorische Stimuli eine große Rolle spielen müssen.

BIBLIOGRAPHIE.

1920. BANKS (N.), SNYDER (T. E.). — Revision of the nearctic Termites, with notes on biology and geographic distribution (*Bulletin U. S. Nation. Mus.*, n° 108).
1927. BATHELLIER (J.). — Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indochine (*Faune des colonies françaises*, vol. I).
1951. BUCHLI (H.). — Les potentialités évolutives des castes chez le *Reticulitermes* de Saintonge (*Rhinotermitidae*) (*C. R. Ac. Sc.*, **233**, 206-208). — 1956. La néoténie chez *Reticulitermes* (*Insectes sociaux*, **3**, 00-00).
1949. CACHAN (P.). — Les Termites de Madagascar (*Mém. Inst. Sc. Madagascar* [A.], **3**, 177-275).
1949. COATON (W. G. H.). — Queen removal in Termite Control] (*Farming] in South Africa*, **4** p.).
1925. EMERSON (A. E.). — The Termites of Kartabo, Bartica District, British Guyana (*Zoologica*, **6**, 291-459). — 1933. Conditioned behavior among Termites (*Isoptera*) (*Psyche*, **40**, 125-129).
1942. GRASSÉ (P.-P.). — L'essaimage des Termites. Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif (*Bull. biol. France-Belgique*, **74**, 1-37). — 1949. Ordre des Isoptères ou Termites (*Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*, Masson, édit., Paris, **9**, 408-544).
1946. GRASSÉ (P.-P.), NOIROT (CH.). — La production des sexués néoténiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique (*C. R. Ac. Sc.*, **223**, 869-871). — 1947. Le polymorphisme social du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.). Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives (*C. R. Ac. Sc.*, **224**, 219-221). — 1951. La Sociotomie : migration et fragmentation de la termitière chez les *Anoplotermes* et *Trinervitermes* (*Behaviour*, **3**, 146-166). — 1954. *Apicotermes arquieri* n. sp. : ses constructions et sa biologie. Considérations générales sur les *Apicotermittinæ* (*Ann. Sc. Nat. Zool.*, **16**, 345-388).
1950. GRASSÉ (P.-P.), NOIROT (CH.), CLÉMENT (G.), BUCHLI (H.). — Sur la signification de la caste des ouvriers chez les Termites (*C. R. Ac. Sc.*, **230**, 892-895).
1893. GRASSI (B.) et SANDIAS (A.). — Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi (*Atti Acad. gioenia Sci. Catania*, **6** et **7**).
1927. HARMS (J. W.). — Kolonienegründung bei *Macrotermes gilvus* Hag. (*Zool. Anz.*, **74**, 221-236).
1942. HILL (G. F.). — Termites (Isoptera) from the Australian Region (including Australia, New Guinea and Islands south of the equator between 140 E. longitude and 170 W. longitude) (Melbourne, *Counc. Sci. Ind. Res. Commonw., Aust.*, 479 pages).
1906. HOLMGREN (N.). — Studien über südamerikanische Termiten (*Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, **23**, 371-676). — 1913. Termitenstudien. IV. Versuch einer systematischen Monographie der Termiten der orientalischen Region (*K. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, **50**, 1-276).
1925. JOHN (O.). — Termiten von Ceylan, der Malayischen Halbinsel, Sumatra, Java und den Aru-Inseln (*Treubia*, Bintenztorg, **6**, 360).
1924. JUCCI (C.). — Su la differenziazione de le caste ne la società dei Termitidi. I. Neotenici (*Mem. R. Acc. Naz. Lincei* [5], **14**, 269-500).
1934. KEMNER (N. A.). — Systematische und biologische Studien über die Termiten Javas und Celebes (*K. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, **13** [4], 241 pages).
1952. LÜSCHER (M.). — Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren

- bei der Termite *Kaloterms flavicollis* Fabr. (*Zeitsch. vergl. Physiol.*, **34**, 123-141).
1942. MILLER (E. M.). — The problem of castes and caste differentiation in *Proterhinotermes simplex* (Hagen) (*Bull. Univ. Miami*, **15**, 1-27).
1920. MjöBERG (E.). — Results of Dr. E. Mjöberg's Swedish Scientific Expedition to Australia 1910-1913. 19-Isoptera (*Arkiv f. Zool.*, **12**, n° 15, 1-128).
1952. NOÏROT (CH.). — Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme (*Structure et Physiologie des Sociétés animales*, Colloques internationaux, C. N. R. S., **34**, 103-116). — 1954. Le polymorphisme des Termites supérieurs (*Année biol.*, **30**, 461-474). — 1955. Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (*Termitidæ*) (*Ann. Sc. nat. Zool.*, **17**).
1920. OSHIMA (M.). — Philippine Termites collected by R. C. McGregor, with des-



- criptions of one new genus and nine species (*Philipp. J. Sci.*, **17**, 489-512).
1932. PICKENS (A. L.). — Observations on the genus *Reticulitermes* Holmgren (*Pan-Pacific Entom.*, **8**, 178-180).
1901. SILVESTRI (F.). — Operai ginecoidi di *Termes*, con osservazioni intorno all'origine delle varie caste nei Termitidi (*Atti. R. Acad. Lincei. Rendiconti* [5], **10**, 479-484). — 1902. Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten (*Allg. Zeitsch. Entom.*, **7**, 1-23). — 1903. Contribuzione alla conoscenza dei termitidi e termitofili dell'America meridionale (*Redia*, Portici, **1**, 1-234). — 1914. Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'Africa occidentale. I. Termitidi (*Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. R. Scuol. Sup. Agr. Portici*, **9**, 1-146).
1904. SJÖSTEDT (Y.). — Monographie der Termiten Afrikas. Nachtrag (*K. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, **38**, 1-120). — 1926. Revision der Termiten Afrikas (*K. Svensk. Vet. Akad. Handl.* [3], **3**, 1-419).
1949. SNYDER (T. E.). — Catalog of the Termites (Isoptera) of the world. (*Smithson. misc. Coll.*, **112**, 490 pages).
1930. WEYER (F.). — Ueber Ersatzgeschlechtstiere bei Termiten (*Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere*, **19**, 364-380).

DISCUSSION

M. JUCCI. — 1° Dans la formation des néoténiques ergatoïdes, l'alimentation ne joue-t-elle aucun rôle ? Le fait que ces individus reçoivent du bois mâché n'empêche pas qu'ils reçoivent également, de la part des ouvriers, *de la salive*, dont j'ai montré l'importance dans la formation des néoténiques chez *Calotermes* et *Reticulitermes*.

2° Chez les Termites inférieurs, les *imagos* peuvent devenir des sexués de remplacement : GRASSI et SANDIAS (1893) en ont obtenu à partir d'ailés incomplètement pigmentés chez *Reticulitermes lucifugus*.

Réponse. — 1° Comme je l'indique dans mon rapport, une alimentation plus abondante joue sans doute un rôle favorable à la maturation des gonades, mais je ne pense pas que ce soit le facteur déterminant de la néoténie.

2° Les sexués de remplacement, dérivés d'ailés non encore pigmentés, observés chez *Reticulitermes* sont comparables aux pseudimagos de *Calotermes* : dans les deux cas, la mue imaginale a eu lieu *après* la disparition des sexués fonctionnels.

M. JOLY. — Les ouvriers qui deviennent fertiles chez *Termes hospes* ont-ils tous subi le même nombre de mues ? Les ergatoïdes fonctionnels ont-ils subi le même nombre de mues que les imagos ?

Réponse. — Chez *Termes hospes*, les ouvriers apparaissent après deux stades larvaires et correspondent eux-mêmes à trois stades successifs ; chacun de ces trois stades peut se transformer en ergatoïdes. Les ergatoïdes fonctionnels ont donc subi au total 4, 5 ou 6 mues (chez tous les *Termitidae*, les imagos sont du septième stade).

Dr LEDOUX. — J'ai trouvé à plusieurs reprises dans la région de Guiglo des loges royales de *Bellicositermes* avec deux ou même trois couples à ♀ très nettement physogastres. En effet, les planteurs de la région détruisaient systématiquement les couples fondateurs dans les grandes termitières, et eux uniquement. Il devait donc se former des sexués de remplacement. Ce sont vraisemblablement ceux-là que nous avons observés (voir figure ci-contre).

L'ACTION DES TEMPÉRATURES DIFFÉRENTIELLES SUR LA MONOGYNIE FONCTIONNELLE CHEZ LES POLISTES (HYMÉNOPTÈRES VESPIDES)

par

M. Jacques GERVET

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Paris (France).

INTRODUCTION

Lorsque, chez les Polistes, des sociétés polygynes se forment, on observe généralement une participation inégale des différents sujets à la ponte sociale. Plus ou moins tôt une femelle se détache du lot et prend le rang de *pondeuse principale*. Les autres individus, appelés *auxiliaires*, cessent de pondre ou, *plus souvent*, ne pondent plus que d'une manière épisodique. Cette différenciation sociale des sujets définit la monogynie *fonctionnelle*. La monogynie fonctionnelle se présente avec une grande constance lorsque la population est faible, mais il n'en va plus de même quand le nombre des sujets grandit. En fait, la société *bigyne* paraît réaliser les conditions optimales de la différenciation monogynique.

La femelle qui occupe le rang de pondeuse principale exerce un contrôle rigoureux sur les œufs pondus : elle détruit les œufs des auxiliaires et ne laisse subsister que les siens. Cette monophagie *différentielle* est un phénomène *absolu*.

L'intolérance d'une femelle vis-à-vis des œufs étrangers est un phénomène *général* ; mais tous les sujets ne l'expriment pas avec la même rigueur. Initialement, les divers membres de la société polygyne peuvent croquer les œufs d'autrui, mais bientôt seule la pondeuse principale conserve ce comportement. Normalement, l'auxiliaire qui a cessé de détruire les œufs étrangers *ne recommence plus* (1).

La monophagie différentielle dépend de la grandeur de la société ; elle devient inconstante — sinon exceptionnelle — quand le nombre des sujets s'élève.

En ce qui regarde les rapports sociaux entre sujets, la pondeuse principale se différencie des auxiliaires (2). En effet, quand elle contacte un autre sujet, elle conserve une attitude active ; elle se dresse et tapote de ses antennes la partie de l'individu qui lui fait face. Au contraire, l'auxiliaire prend une attitude acinétique. De plus, la pondeuse principale est une Guêpe beaucoup moins sociable que l'auxiliaire. Généralement, on associe facilement les auxiliaires de différents nids. Avec les pondeuses principales, on observe de violentes bagarres.

La monogynie fonctionnelle, la monophagie différentielle et les rapports sociaux entre individus se présentent avec une certaine stabilité ; ce qui laisse supposer que la société polygyne tend vers un équilibre social et qu'il existe un mécanisme régulateur analogue à l'*homéostasie* de GRASSÉ (1952).

(1) Il faut souligner cette différence entre le comportement oophagique (arrêt « définitif ») de l'auxiliaire et celui de la ponte (arrêt momentané).

(2) La pondeuse principale se différencie donc des auxiliaires sur la base de trois caractères : fécondité apparente, oophagie différentielle et comportement social.

PARDI (1946), frappé par l'attitude de la pondeuse principale, s'est fait le protagoniste d'une théorie basée sur la *Dominance sociale*. S'inspirant des travaux réalisés sur les Vertébrés, notamment ceux d'ALLÉE et son école (1942), il considère la pondeuse principale comme un individu α dans la hiérarchie sociale. Les effets de cette domination sociale expliqueraient la monogynie fonctionnelle et aussi la division du travail entre membres de la communauté.

DELEURANCE (1946), à la suite d'une observation faite sur *P. bimaculatus* F., avait d'abord envisagé une régulation monogynique par inhibition, éventuellement sous l'effet d'une dominance sociale. Par la suite il a constaté que cette hypothèse ne concordait pas avec les faits expérimentaux et il a critiqué (1952, a) l'interprétation de PARDI. Ses travaux (1950) l'ont conduit à reconnaître trois facteurs importants : les variations individuelles dans la fécondité, le rôle des cellules *libres* (1) et l'action spécifique exercée par l'œuf, notamment dans l'oophagie différentielle. Sans exclure tout *effet de groupe* (GRASSÉ, 1946), il pense que ces facteurs jouent un rôle essentiel dans la régulation monogynique. Cette régulation se ferait par voie *indirecte*, et non par le jeu d'une inhibition.

En vue d'éprouver la valeur de cette hypothèse, nous avons entrepris une étude sur ce problème chez *P. gallicus*, à l'aide d'élevages au laboratoire. Nous rapportons ici les résultats d'une première série d'expériences.

ACTION DES TEMPÉRATURES DIFFÉRENTIELLES

Selon DELEURANCE, l'arrêt de la ponte, ou sa *discontinuité* chez une femelle *normale* ayant rôle d'auxiliaire, est fondamentalement dû à un phénomène d'*empêchement*, et non pas à une *inhibition*. La pondeuse principale, grâce à la monophagie différentielle, occupe une position privilégiée qui lui procure toute facilité pour déposer ses œufs. Au contraire l'auxiliaire doit se contenter des alvéoles libres qui *peuvent* subsister. Ceci expliquerait qu'en règle générale la monogynie fonctionnelle n'est pas absolue (2). Si cette hypothèse est exacte, il suffirait de laisser constamment à la disposition de l'auxiliaire des cellules libres pour voir celle-ci pondre régulièrement ; on obtiendrait alors une société polygynique *vraie*, telle qu'elle existe généralement au stade initial.

Nous avons donc cherché à égaliser les chances de ponte, par *ralentissement* du métabolisme de la pondeuse principale, en plaçant cette Guêpe la nuit en glacière, à 8° C. L'auxiliaire passe ses nuits au nid. Ainsi, pendant leur période *active*, les Guêpes restent ensemble et les *effets de groupe* s'exercent librement. Afin de tenir compte des variations dans la valeur reproductrice des individus, nous avons exécuté l'expérience en six exemplaires. En outre, on a choisi la société bigyne puisque celle-ci réalise les meilleures conditions de la différenciation monogynique, les expériences étant poursuivies jusqu'à l'éclosion imaginale du premier sujet de la première couvée.

Les résultats détaillés de ces expériences sont condensés dans les tableaux I à VI. Pour chaque société, nous avons enregistré la ponte, l'oophagie des

(1) Une cellule libre est une cellule apte à recevoir un œuf. Toutes les cellules *vides* (sans couvain) ne sont pas des cellules libres.

(2) Elle est d'autant moins stricte que la pondeuse principale est moins féconde.

TABLEAU I
ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUËPES 11 b₁-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
13-XII	2	13, 14	0		2	8, 9	0		20
14	1	12	0		2		0		16
15	3	18, 19, 17	1	11+	3	7, 11	0		15
16	2	11, 4	2	4+, 4+	2	4, 4	0		11
17	4	16, 3, 10, 16	1	10+	1	10	0		9
18	2	6, 5	2	5+, 5+	2	5, 5	0		6
20	3	20, 6, 15	0		1	2	0		3
21	2	1, 20	3	22+, 20+, 25+	0		0		3
22	3	19, 4, 25	1	18	0		1	4	5
23	1	7	2	25, 19	2	6, 7	2	7, 7	6
24	3	4, 7, 5	1	6+	0		0		9
27	2	8, 9	1	4	1	3	2	11, 10	9
28	0		0		0		0		12
29	3	4, 14, 16	2	4, 3	1	4	0		12
30	1	16	0		1	3	1	16	13
31	0		1	12	2	6, 12	0		12
2-I	1	12	1	10	2	10, 10	1	10	12
3	0		0		1	12	0		11
4	0		0		0		0		11
5	0		0		2	11, 17	0		11
6	1	20	3	10, 10, 11	2	10, 10	3	14, 16, 20	12
7	1	6	0		1	6	3	17, 6, 6	14
8	0		0		1	17	0		14
10	2	6, 20	1	17	0		1	6	14
11	3	10, 20, 11	1	10	1	10	1	20	14
12	1	11	1	20	1	20	2	11, 20	13
13	0		0		1	20	1	20	12
14	2	20, 25	0		0		0		12
15	1	17	1	17	1	17	0		10
17	0		0		0		0		9
18	1	14	0		1	22	0		8
19	1	13	0		1	19	0		9
20	1	6	1	15	1	15	0		7
21	2	21, 15	0		0		0		8
22	1	18	1	18	1	18	1	6	6
23	2	26, 29	2	28, 30	2	28, 30	0		6
25	2	28, 30	2	28, 30	2	28, 30	0		5
26	1	27	1	33	1	33	0		3
27	2	32, 33	2	32, 31	2	31, 32	0		5
28	2	31, 37	3	31, 35, 36	3	35, 31, 36	0		3
29	1	36	1	35	1	35	0		4
30	0		2	35, 34	3	34, 35, 37	0		5
1-II	3	39, 38, 34	2	35, 38	2	38, 35	0		5
2	1	40	3	40, 35, 35	3	35, 40, 35	0		4
3	2	43, 42	1	35	1	35	0		3
4	1	35	3	35, 44, 35	3	35, 44, 35	0		4
5	2	45, 2	2	2, 45	2	2, 45	0		4

po = pondreuse principale (= femelle α de PARDI). aux = auxiliaire.

Explications dans le texte. *P. gallicus* (Élevage au laboratoire).

Remarques complémentaires : Le 14-XII, l'auxiliaire pond dans un deuxième nid, voisin ; le 15, un œuf est déposé dans un troisième nid.

Le 17-XII, deux œufs sont pondus dans la même cellule 16.

Le 20-XII, *idem* dans la cellule 6.

Le 21-XII, le nid 11 b₁-54 est remplacé par le nid 11 a₁-54.

Le 22-XII, élimination des larves nouveau-nées, po placée à 8° C.

Le 30-XII, larves nouveau-nées laissées.

Le 3-I, deux œufs sont pondus dans la même cellule 12.

Le 18-I, première operculution.

Le 5-II, naissance du premier imago.

TABLEAU II
ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 11 a_1 -54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
8-XII	2	4, 4	1	4					1
9	2	6, 7	0						0
10	3	3, 6, 5	1	5+	0		0		1
11	1	8	0		0		0		1
13	3	9, 10, 11	0		0		0		0
14	2	12, 16	0		0		0		5
15	3	13, 14, 17	2	14+, 14+	2	14, 14	0		3
16	1	15	1	19+	1	19	0		3
17	3	18, 19, 20	0		0		0		2
18	3	23, 24, 21	0		0		0		3
20	3	25, 22, 2	1	19	0		0		3
21	2	1, 21	0		0		0		1
22	2	22, 23	0		0		0		1
23	2	25, 24	0		1	28	0		4
24	1	26	1	28	0		1	23	2
27	2	7, 13	0		0		2	24, 26	11
28	1	9	1	8+	1	8	0		10
29	1	12	2	12, 22	1	12	0		9
30	1	18	2	18+, 8+	2	18, 8	0		14
31	2	11, 8	1	8+	1	8	0		13
2-I	1	4	1	4	1	4	2	11, 4	11
3	0		2	4, 14	2	4, 14	1	25	13
4	2	4, 11	0		0		0		13
5	1	17	0		1	14	1	17	11
6	1	4	1	4	2	14, 4	3	14, 4, 14	15
7	0		0		1	14	1	14	14
8	2	4, 11	1	4	2	4, 4	3	4, 11, 4	16
10	0		1	4	2	4, 11	2	4, 11	18
11	1	4	2	4, 11	1	4	0		16
12	1	14	0		1	11	0		17
13	1	14	0		1	20	2	14, 20	16
14	1	27	1	27	1	27	0		15
15	1	25	1	25	1	25	1	27	15
17	2	25, 27	1	22	1	22	0		15
18	1	22	1	19	1	19	0		15
19	2	30, 29	1	15	1	15	0		14
20	1	19	0		0		0		11
21	2	17, 21	2	20, 15	2	20, 15	0		11
22	1	6	0		1	32	0		9
23	1	33	2	23, 35	2	35, 23	0		8
25	2	24, 23	2	24, 26	2	24, 26	1	33	10
26	1	33	1	20	1	20	0		9
27	2	20, 32	1	20	1	20	0		8
28	3	28, 26, 31	3	28, 31, 26	3	31, 28, 26	0		4
29	0		1	34	1	34	0		5
30	2	36, 35	2	34, 35	2	34, 35	0		7
1-II	2	41, 34	4	34, 37, 41, 37	4	41, 34, 37, 37	0		5
2	1	37	2	40, 38	2	40, 38	0		7
3	1	1	2	1, 40	2	1, 40	0		7
4	2	38, 40	2	40, 40	3	40, 39, 40	0		6
5	1	43	2	42, 43	2	42, 43	0		5
6	1	44	2	42, 48	2	48, 42	0		6

Remarques complémentaires :

Le 8-XII, adoption du nid comprenant quatre cellules et trois œufs.

Le 9-XII, œuf 6 détruit accidentellement.

Le 10-XII, capture de l'auxiliaire.

Le 20-XII, élimination des larves nouvelles.

Le 21-XII, le nid 11 a_1 -54 est remplacé par le 11 b_1 -54.

Le 22-XII, po placé à 8° C.

Le 31-XII, larves nouveau-nées laissées.

Le 19-I, première operculation.

Le 22-I, œuf 6 pondu dans le nid 11 a_1 -54.

Le 6-II, naissance du premier imago.

TABLEAU III

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE. GUÊPES 4 *b*₁-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
22-XII	1 7		0		0		0		2
23	1 6		0		0		0		1
24	1 8		0		0		0		0
27	0		0		0		0		0
28	2 9, 10		0		1 11		0		0
29	0		0		1 12		0		0
30	0		0		0		0		1
31	0		0		0		0		0
2-I	0		0		0		0		0
3	1 8		0		0		0		2
4	2 8, 7		1 8		0		3 7, 8, 7		1
5	2 8, 7		1 9		0		2 7, 8		4
6	1 9		1 9		0		0		3
7	2 9, 7		1 9		1 9		0		4
8	2 8, 15		0		1 13		0		4
10	1 8		2 13, 14		1 14		1 8		6
11	2 8, 8		1 8		1 8		3 15, 8, 8		9
12	2 15, 13		1 13		0		0		8
13	2 13, 14		0		0		1 15		8
14	0		0		0		0		6
15	1 15		2 15, 19		2 15, 19		0		5
17	1 21		1 22		1 22		0		4
18	2 22, 20		2 21, 19		2 19, 19		0		4
19	1 19		0		0		1 19		2
20	1 23		1 23		2 23, 23		1 23		4
21	1 21		2 25, 21		2 21, 25		0		6
22	2 28, 27		2 27, 30		2 27, 30		0		9
23	2 30, 25		1 30		1 30		0		8
25	1 31		2 31, 24		3 24, 31, 32		1 32		4
26	1 26		1 26		1 26		0		5
27	2 29, 24		1 34		1 34		0		7
28	1 34		2 32, 35		2 32, 35		0		5
29	1 32		2 33, 33		2 33, 33		0		5
30	1 33		1 33		1 33		0		7
1-II	1 35		2 36, 38		3 38, 37, 36		1 37		3
2	1 38		2 36, 37		3 37, 36, 37		0		7
3	1 45		1 45		3 45, 3, 39		1 3		8
4	2 36, 41		3 36, 41, 39		3 36, 41, 42		0		8
5	1 6		2 39, 40		2 39, 40		0		8

Remarques complémentaires :

Le 22-XII, adoption du nid comprenant sept cellules et cinq œufs.

Le 4-I, premières larves.

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 19-I, première operculation.

Le 5-II, naissance du premier imago.

TABLEAU IV

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 10 b₁-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
22-XII	2	5, 7	0		3	3, 6, 2	0		7
23	2	1, 8	0		1	4	0		2
24	2	9, 10	0		1	11	0		0
27	1	12	0		0		0		0
28	0		0		0		0		0
29	0		0		0		0		1
30	0		0		1	13	0		1
31	1	14	0		0		0		0
2-I	0		0		0		0		0
3	3	15, 16, 17	1	15+	1	15	0		0
4	1	17	1	17	0		0		0
5	1	18	1	18	1	18	0		1
6	1	15	3	15, 15, 16	0		0		0
7	1	16	3	15, 13, 14	1	15	2	16, 18	2
8	2	12, 12	3	17, 12, 12	0		0		7
10	2	14, 12	2	14, 11	1	11	0		8
11	0		3	12, 11, 11	2	11, 11	0		7
12	2	9, 12	1	9	1	9	0		8
13	1	11	2	11, 13	2	11, 13	0		6
14	1	13	1	17	1	17	0		6
15	1	14	1	14	1	14	0		5
17	0		1	17	2	15, 17	0		3
18	1	16	0		1	19	0		3
19	2	18, 17	3	18, 17, 17	3	18, 17, 17	0		2
20	0		1	20	1	20	0		2
21	1	21	2	21, 20	2	21, 20	0		3
22	2	20, 22	1	22	1	22	0		3
23	1	24	0		2	18, 25	0		4
25	0		4	25, 22, 25, 23	2	25, 23	0		3
26	1	22	1	25	1	25	0		5
27	1	11	2	25, 25	2	25, 25	0		6
28	1	25	1	25	1	25	0		6
29	2	12, 23	3	12, 23, 27	3	12, 23, 27	0		6
30	1	30	1	27	1	27	0		5
1-II	1	27	1	27	1	27	1	30	5
2	2	26, 19	1	28	1	28	0		5
3	0		1	29	1	29	0		4
4	2	29, 18	1	29	1	29	0		4
5	0		1	31	1	31	0		3
6	2	31, 28	1	28	1	28	0		4

Remarques complémentaires :

Le 22-XII, adoption du nid comprenant neuf cellules et deux œufs.

Le 4-I, premières larves

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 20-I, premier opercule.

Le 6-II, naissance du premier imago.

TABLEAU V

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 13 b₂-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
3-I	1	12	1	11+	1	11	0		0
4	2	11, 9	1	9+	1	9	1	9+	2
5	4	13, 15, 16, 10	2	14+, 14+	2	14, 14	1	10+	1
6	1	14	0		0		0		1
7	1	17	0		1	18	0		0
8	0		0		0		0		0
10	2	18, 19	2	18, 18	1	18	1	18	1
11	2	18, 18	2	18, 17	2	17, 18	4	19, 17, 18, 18	2
12	1	17	4	17, 12, 15, 14	2	17, 11	5	11, 13, 17, 9, 11	3
13	1	15	3	14, 13, 15	2	14, 13	0		9
14	1	14	1	14	2	13, 14	2	13, 14	9
15	1	14	1	15	2	15, 15	1	15	9
17	0		0		2	15, 12	3	14, 15, 12	9
18	2	10, 9	1	10	2	10, 15	0		9
19	1	12	1	14	1	14	0		7
20	0		2	12, 13	1	13	0		6
21	0		1	13	2	14, 13	0		6
22	0		2	12, 11	2	12, 11	0		6
23	1	17	2	12, 13	2	12, 13	0		5
25	0		0		0		0		5
26	0		2	12, 13	2	12, 13	0		5
27	1	13	2	13, 12	2	13, 12	0		5
28	0		0		1	11	0		4
29	0		1	12	3	12, 20, 22	0		2
30	0		1	12	1	12	1	22	5
1-II	0		1	19	3	12, 19, 23	0		4
2	0		0		2	19, 18	0		5
3	0		0		1	22	0		6
4	0		0		3	27, 24, 26	0		4
5	0		0		2	25, 29	0		3
6	0		0		1	28	0		3
8	0		0		2	30, 32	0		4
9	1	33	0		3	31, 21, 33	1	33	2
10	0		0		2	34, 35	0		2
11	0		0		2	34, 34	3	34, 34, 34	0
12	0		0		2	34, 34	2	34, 34	1
13	0		0		2	34, 34	3	33, 34, 34	2
15	0		0		3	34, 14, 33	0		2

Remarques complémentaires.

Le 3-I, adoption du nid comprenant dix cellules et dix œufs.

Le 10-I, premières larves.

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 18-I, œuf 15 masqué par un dépôt de miel.

Le 26-I, premier opercule.

Le 2-II, arrêt des passages à 8° C de la *po*.

Le 15-II, naissance du premier imago.

TABLEAU VI

ÉVOLUTION DE LA PONTE ET DE L'OOPHAGIE : GUÊPES 4 a₁-54.

DATE.	po				aux				CELLULES vides.
	PONTE.		OOPHAGIE.		PONTE.		OOPHAGIE.		
	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	Total.	Détail.	
30-XII	2	1, 4	1	1+	2	3, 1	4	1+, 2+, 3+, 4+	0
31	1	2	0		0		0		1
2-I	0		0		0		0		0
3	0		0		0		0		0
4	0		0		0		0		0
5	0		0		0		0		0
6	0		0		0		0		0
7	2	5, 6	1	5+	2	5, 7	0		0
8	2	8, 9	0		1	10	0		1
10	1	11	0		0		0		1
11	1	12	1	12+	1	12	0		0
12	0		1	13+	1	13	0		0
13	1	6	3	6, 6, 9	4	6, 9, 6, 6	3	6, 9, 6	3
14	1	10	1	11	3	11, 11, 9	3	10, 11, 11	3
15	0		0		0		3	9, 10, 6	2
17	0		0		0		1	12	5
18	1	10	0		1	10	2	8, 10	7
19	0		0		0		1	10	6
20	0		0		3	8, 12, 8	1	8	5
21	0		0		2	10, 10	1	10	5
22	0		0		3	10, 6, 6	3	10, 8, 6	4
23	0		0		1	9	0		7
25	0		0		1	6	0		7
26	0		0		2	8, 10	0		6
27	0		0		2	11, 8	2	8, 8	4
28	0		0		2	8, 8	1	8	5
29	0		0		1	15	0		5
30	0		0		2	14, 14	1	14	3
1-II	0		0		2	14, 16	1	14	4
2	0		0		1	13	1	16	3
3	1	17	0		1	17	1	17	3
4	0		0		0		0		2
5	0		0		2	16, 18	0		2
6	0		0		0		1	16	3
8	0		0		2	16, 6	1	18	4
9	0		0		2	18, 20	1	20	4
11	0		0		0		0		5
12	0		0		1	16	1	16	6

Remarques complémentaires :

Le 30-XII, adoption du nid comprenant quatre cellules et quatre œufs.

Le 11-I, *po* placée à 8° C.

Le 13-I, premières larves.

Le 25-I, arrêt des passages à 8° C de la *po*.

Le 28-I, premier opercule.

Le 14-II, mort de l'auxiliaire.

Le 15-II, naissance du premier imago.

sujets et le nombre des cellules *vides* au matin. Dans les colonnes *Total* on indique le nombre d'œufs pondus ou détruits. Les colonnes *Détails* permettent de suivre avec précision le détail des phénomènes : chaque œuf pondu ou détruit est représenté par le numéro de l'alvéole. Lorsqu'un œuf étranger est détruit en l'absence de couvain larvaire, il s'agit d'oophagie différentielle ; le numéro correspondant est accompagné d'une croix. Lorsqu'il y a des larves, il *peut* s'agir d'oophagie nutritielle (1) : en ces cas incertains, le numéro est en italique. Enfin, quand une femelle détruit son propre œuf (*autophagie*), le numéro n'est accompagné d'aucun signe. Dans la première colonne de chaque tableau figurent les dates journalières ; les jours de repos (2), nous maintenons un écart de température de même ordre entre les deux sujets en les plaçant en chambre froide. Enfin, en *remarques complémentaires*, on indique les modifications intéressant l'expérience.

1. — Étude de la ponte.

L'examen des tableaux I à VI montre que les résultats de l'expérience sont conformes à l'opinion de DELEURANCE. Les auxiliaires dont la ponte (avant l'expérience) était faible, ou avait cessé, pondent maintenant avec régularité. Cette constatation nous conduit à l'hypothèse suivante : la division sociale, basée sur la *ponte*, entre pondeuse principale et auxiliaires ne traduirait pas une modification *foncière* des sujets. Cette division est l'effet de *causes immédiates* ; elle ne représente pas un état d'équilibre profond (3). Il ne faut donc pas attacher une importance exagérée au moment de l'arrêt de la ponte chez l'auxiliaire. Cet arrêt n'est pas nécessairement l'effet d'une régression ovarienne.

La lecture des tableaux dégage un autre fait d'une importance *capitale* pour l'interprétation : les variations individuelles dans la valeur reproductrice des femelles. Ainsi les pondeuses principales des nids 13 b_2 et 4 a_1 54 furent des Guêpes médiocres, à faible fécondité (4). On ne doit pas oublier qu'à la naissance des premiers imagos de la première couvée, et parfois bien avant, de nombreuses femelles sont *déjà épuisées*. Il faut donc interpréter les observations avec prudence et ne pas attribuer à une *régression ovarienne* (par effet social) la stérilité de *toutes* les femelles (5).

(1) Normalement les jeunes larves sont d'abord nourries avec de la bouillie d'œufs.

(2) Ce sont les dates qui manquent dans la colonne.

(3) Le terme de monogynie serait donc impropre.

(4) Mensurations ovariennes, au dernier jour de l'expérience (grandeur moyenne des derniers ovocytes apparemment non dégénérés de chaque ovariole) :

$$po\ 13\ b_2-54 : 0,337\ mm.$$

$$po\ 4\ a_1-54 : 0,506\ mm.$$

A titre de comparaison *aux*. 13 b_2 -54 : 1,275 mm.

(5) Il est incontestable que PARDI a commis cette erreur puisqu'il considère d'origine sociale *toutes* les « régressions » ovariennes des auxiliaires.

ANALYSE CRITIQUE. RÔLE ÉVENTUEL D'UN « EFFET DE GROUPE ».

Il est évident que le fait de soumettre la pondeuse principale à 8° C chaque nuit n'agit pas seulement sur sa physiologie ovarienne. Le ralentissement de son métabolisme doit retentir sur son comportement. Il n'est donc pas exclu que la persistance de la ponte chez l'auxiliaire provienne, au moins en partie, de causes différentes de celle que nous avons reconnue (la présence de cellules libres). Plus spécialement, il convient d'envisager les *effets de groupe*, et notamment le rôle inhibiteur de la femelle α (pondeuse principale) sur les ovaires des auxiliaires (théorie de PARDI).

Les passages quotidiens à la glacière des pondeuses principales n'ont apparemment pas modifié le comportement *qualitatif* de ces Guêpes, ni dans le travail, ni dans les rapports sociaux. Dans *toutes* nos expériences la pondeuse principale, selon la terminologie de PARDI, est restée la femelle dominante α .

Examinons les divers aspects du problème.

a) *Étude de la ponte brute*. — Si un effet de groupe intervient comme facteur de la régulation monogynique, il doit exister une certaine propor-

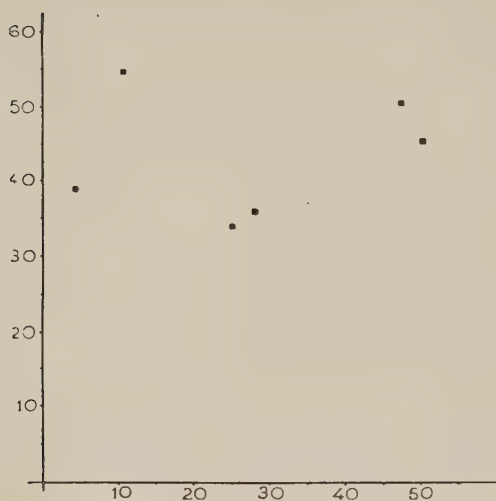


Fig. 1. — Corrélation entre la ponte des pondeuses principales (abscisse) et des auxiliaires (ordonnée).

tionnalité d'effet entre l'action de la pondeuse principale et la réaction de l'auxiliaire. L'examen de la fécondité pour les deux sujets nous procure nécessairement un *indice* mesurant cet effet. Le jeu d'un *effet de groupe* se traduira donc par une corrélation significative entre les pontes des deux sujets. Car plus la pondeuse principale sera féconde, plus l'auxiliaire sera inhibée, et réciproquement. On ne trouve pas trace d'une telle corrélation ; il suffit, pour s'en convaincre, de construire un *diagramme à points* (fig. 1).

Normalement, il existe une corrélation, car plus la pondeuse principale est féconde, moins l'auxiliaire a de chances de disposer de cellules libres. La disparition de cette corrélation dans nos expériences indiquerait qu'un *effet de groupe* n'est pas à l'origine de la monogynie fonctionnelle.

Analysons maintenant les cadences *moyennes* journalières de ponte pour les dix derniers jours de l'expérience (tableau VII). Il paraît évident

TABLEAU VII

CADENCES MOYENNES JOURNALIÈRES DE PONTE
POUR LES DIX JOURS QUI PRÉCÈDENT L'ÉCLOSION DE LA PREMIÈRE *Guêpe-fille* (ou *fil*s).

Guêpes	11 b_1 -54	11 a_1 -54	4 b_1 -54	10 b_1 -54	13 b_2 -54	4 a_1 -54
<i>po</i>	1,4	1,5	1,2	1,2	0,1	0,1
<i>aux</i>	2,1	2,2	2,1	1,3	2,2	0,9

po = pondeuse principale (= femelle α de PARDI).

aux = auxiliaire.

que les pondeuses principales des nids 13 b_2 et 4 a_1 - 54 sont des Guêpes anormales, médiocres reproductrices. Leur comportement le confirme : cessant bientôt tout travail, elles ne joueront plus qu'un rôle de figurantes (1). L'auxiliaire 4 a_1 - 54, morte précocement le 14 février, doit être classée, à un moindre degré, avec ces Guêpes. Au contraire (à l'exception peut-être de l'auxiliaire du nid 10 b_1 - 54), les pondeuses principales et les auxiliaires des autres nids forment deux groupes remarquablement homogènes (2). Cette homogénéité dans les cadences moyennes de ponte a pour cause ceci : *chez les femelles de valeur reproductrice équivalente, la ponte dépend étroitement de l'état du nid*. Comme tous nos nids sont au même stade de leur évolution, nous observons des cadences de ponte identiques. *Cette corrélation entre la fécondité et le nid est une donnée essentielle pour le problème qui nous occupe, car elle procure le moyen d'éprouver d'une manière absolue l'hypothèse d'un effet de groupe réglant la monogynie fonctionnelle*. Or la lecture du tableau VII montre que la cadence moyenne de ponte des auxiliaires *n'est pas influencée par la pondeuse principale*. Que celle-ci ait une cadence variant de 1,5 à 0,1, l'auxiliaire peut présenter la même cadence de ponte. Ceci est contraire à l'hypothèse d'une action inhibitrice exercée sur les ovaires de l'auxiliaire par la pondeuse principale.

b) *Évolution de la ponte*. — On remarque que la ponte chez les Guêpes bonnes reproductrices tend à augmenter (tableau VIII). Ceci correspond à l'évolution biologique normale. On peut cependant se demander si l'évolution de la ponte des auxiliaires, dans notre expérience, ne présenterait pas des particularités en rapport avec la diminution d'une inhibition. Ce problème est notamment évoqué par la constatation suivante : la ponte des auxiliaires augmente proportionnellement beaucoup plus que celle des

(1) Fréquemment, elles délaissaient chaque jour le nid pendant de longues périodes.

(2) La cadence de ponte plus faible de l'auxiliaire 10 b_1 - 54 peut être due à l'état du nid, notamment à la présence d'un couvain *abortif* plus précoce (DELEURANCE, 1952, b).

TABLEAU VIII
ÉVOLUTION DE LA PONTE AU COURS DE L'EXPÉRIENCE.

Guêpes	11 b_1-54		11 a_1-54		4 b_1-54		10 b_1-54		13 b_2-54		4 a_1-54	
Périodes	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>po</i>	21	25	21,5	28,5	13	15	12	13	9	1	3	1
<i>aux</i>	19	30	21,5	33,5	11	25	18	15	25	32	23	16

La durée de l'expérience est divisée en deux périodes égales et successives. La période 1 concerne la moitié initiale et la période 2 la moitié terminale. Dans les colonnes correspondantes figurent le total des œufs pondus.

po = pondeuse principale (= femelle α de PARDI).

aux = auxiliaire.

pondeuses principales. Pour permettre d'utiles comparaisons (1), malgré les inégalités dans la durée des expériences, nous avons rassemblé dans le tableau IX les données concernant la ponte pendant les vingt-deux derniers jours de l'expérience. Cette période est divisée en deux autres de onze jours. Pour chacune, nous donnons le nombre d'œufs pondus par les différents sujets. Le tableau IX révèle trois faits importants :

1^o Malgré l'inégalité dans la *durée* (variant à peu près du simple au double) des expériences, les pontes des auxiliaires et des pondeuses principales normales ont des valeurs voisines pour chaque période et pour chaque type de Guêpe ; leur évolution dans chaque catégorie est comparable.

TABLEAU IX

ÉVOLUTION DE LA PONTE SUR LA BASE DE L'ÉTAT DU NID (NIDS AUX MÊMES STADES).

Guêpes	11 b_1-54		11 a_1-54		4 b_1-54		10 b_1-54		13 b_2-54		4 a_1-54	
Périodes	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>po</i>	12	16	15	16	13	15	10	13	2	1	0	1
<i>aux</i>	9	23	13	23	11	25	18	14	20	23	19	11

Les données concernent les vingt-deux jours qui précèdent l'éclosion du premier imago. La période 1 regarde les onze premiers jours et la 2 les onze jours suivants.

Dans les colonnes 1 et 2 figurent la ponte totale, pour chacune des périodes considérées.

po = pondeuse principale (= femelle α de PARDI).

aux = auxiliaire.

N. B. — Pour les nids 13 b_2 et 4 a_1-54 les pondeuses principales ont respectivement cessé de passer à la glacière au dernier jour et au sixième jour de la première période (cf. tableaux V et VI).

(1) Notamment avoir des nids des mêmes stades.

2° L'absence de corrélation statistique entre les pontes de l'auxiliaire et de la pondeuse principale est évidente.

3° Lorsque l'on a cessé dans les nids 13 b_2 et 4 $a_1 - 54$ de soumettre chaque nuit la pondeuse principale à la glacière, la ponte de l'auxiliaire n'a apparemment pas montré de modification.

Ces faits conduisent, comme en a , à rejeter l'hypothèse d'une influence inhibitrice de la pondeuse principale sur les ovaires de l'auxiliaire. On soulignera que le cas des nids 13 b_2 et 4 $a_1 - 54$ est particulièrement significatif. Si l'on admet que la ponte de l'auxiliaire est simplement conditionnée par la présence des cellules libres, l'absence de réaction de sa part est prévisible, puisque l'influence de la glacière sur les ovaires d'une Guêpe devenue à peu près stérile n'entre plus en jeu.

TABLEAU X

CADENCES MOYENNES JOURNALIÈRES DE PONTE
AVANT DE COMMENCER L'EXPÉRIENCE (1) ET DANS LES DIX DERNIERS JOURS (2).

Guêpes	11 b_1-54		11 a_1-54		4 b_1-54		10 b_1-54		13 b_2-54		4 a_1-54	
Périodes	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>po</i>	2,4	1,4	2,4	1,5	1,1	1,2	1,1	1,2	1,6	0,1	0,8	0,1
<i>aux</i>	1,4	2,1	0,3	2,2	0,3	2,1	0,7	1,3	1	2,2	0,7	0,9

po = pondeuse principale (= femelle α de PARDI).

aux = auxiliaire.

c) *Comparaison de la ponte avant et après l'expérience.* — Dans le tableau X figurent les cadences moyennes journalières de ponte des femelles avant l'expérience et pour les dix derniers jours de celle-ci. On constate, pour les pondeuses principales comme pour les auxiliaires, l'absence de rapport entre les cadences pour les deux périodes. On voit la difficulté pour l'expérimentateur d'évaluer la fécondité réelle d'une femelle, et la source de graves erreurs d'appréciation ; cela tiendrait essentiellement à l'action des cellules libres. Ainsi l'auxiliaire 11 $b_1 - 54$, pourtant équivalente à l'auxiliaire 11 $a_1 - 54$, possède une cadence initiale de ponte de 1,4 contre 0,3 pour cette dernière, parce qu'elle se trouvait en présence d'un nid riche en cellules libres, à la différence de 11 $a_1 - 54$. Dès que l'auxiliaire 11 $b_1 - 54$ fut également réduite à la portion congrue, sa ponte a décréu. Ce phénomène n'est pas limité aux auxiliaires : les pondeuses principales subissent la même loi. Si, le gâteau plein, aucune Guêpe ne se décide à construire, leur ponte s'arrête (cf. tableaux III et VI). Certaines femelles qui n'ont qu'une très faible impulsion de récolte cartonnaire d'origine « interne » (DELEURANCE, 1954) remplissent d'œufs les nids qu'on leur offre, puis

s'arrêtent de pondre. Pour avoir une valeur *approchée* de la fécondité réelle d'une Guêpe, il faut lui procurer un nid qui possède un nombre d'alvéoles suffisant. Mais même alors on n'est pas à l'abri d'erreurs, car il n'est pas rare que des femelles deviennent rapidement stériles comme les pondeuses principales des nids 13 b_2 et 4 a_1 - 54. Le problème se complique encore avec certaines Guêpes : après une éclipse qui peut durer un mois, elles se remettent subitement à pondre.

d) *Facteurs indirects de la monogynie fonctionnelle d'après PARDI.* — L'auteur admet qu'à côté des effets inhibiteurs de la domination sociale de la femelle α sur les ovaires des auxiliaires interviennent des facteurs de régulation indirects (liés d'ailleurs à la position α dans la hiérarchie sociale). Il cite notamment :

1° les avantages trophiques que retirerait la pondeuse principale de sa domination ;

2° la permanence sur le nid de cette femelle « conductrice » ;

3° la castration, due au travail, des auxiliaires.

Pour le premier point, il est difficile de juger avec *certitude*. Nous remarquons cependant que les échanges trophallactiques sont relativement rares entre Guêpes *normales*, et que leurs contacts sont loin de correspondre, par leur fréquence, à l'image qu'en donne l'auteur. Il est par ailleurs surprenant que l'énorme quantité d'œufs croqués par les pondeuses principales ne retentisse en aucune manière visible sur leur fécondité. L'avantage trophique de la femelle α est donc une affirmation qui demande vérification. On peut en douter pour la raison suivante : comment se fait-il que la fécondité d'auxiliaires qui ont affaire à des pondeuses principales actives comme en 11 a_1 et 11 b_1 - 54, reste aussi forte que celle d'auxiliaires comme en 13 b_2 - 54, et à un degré moindre 4 a_1 - 54, qui n'ont à côté d'elle qu'une femelle médiocre, la plupart du temps absente ou inactive ? « Avantages » ou « désavantages » trophiques, tout cela est valable du point de vue de l'hypothèse, mais reste à démontrer.

Au sujet de la permanence au nid de la femelle α , laquelle se réserverait par préférence les activités qui n'exigent pas son absence, nous constatons (cf. également DELEURANCE, 1955) que cette image ne concorde pas avec nos observations. La femelle α peut s'absenter beaucoup plus fréquemment du nid que l'auxiliaire et travailler bien davantage.

Finalement, le rôle de la castration due au travail nous laisse sceptique. Constatons simplement ces deux faits :

1° En plaçant chaque nuit notre pondeuse principale à 8° C, nous ralentissons son métabolisme. Cette Guêpe travaillera donc *quantitativement* moins que l'auxiliaire. Nous aboutissons alors à ce résultat, *paradoxal* pour cette hypothèse, que l'auxiliaire, surchargée du manque au travail de la pondeuse principale, va continuer de pondre et développera sa ponte, alors que si nous n'avions pas ralenti le métabolisme de la pondeuse principale, mieux secondée par celle-ci... elle aurait pratiquement cessé de pondre.

2° Si l'on compare les pontes des auxiliaires (tableau VII) en présence d'une pondreuse principale active ou réduite à l'état de figurante, on ne constate aucune corrélation avec le travail qu'avaient à fournir les Guêpes.

e) La « *dominance* » sociale et l'état ovarien. — Selon PARDI, le rang occupé par la Guêpe dans la hiérarchie sociale est une *fonction* de l'état de ses ovaires. Si l'on considère trois Guêpes ayant respectivement les positions α , λ et ω , le sujet α possède des ovaires beaucoup plus développés que l'individu λ ; celui-ci possède des ovaires plus développés que le sujet ω . En réalité, le phénomène n'est pas aussi simple. En première approximation, on peut penser qu'il existe une *corrélation* entre l'état des ovaires (observés par dissection) et la position de la Guêpe dans la hiérarchie sociale (1). Mais tout le problème consiste à *interpréter* cette corrélation. Nous laisserons de côté cette question et nous insisterons seulement sur ceci : il est *inexact* de prétendre que la position sociale actuelle d'une Guêpe soit un indice *sûr* de l'état de ses ovaires, notamment de leur grandeur. Ce fait apparaît à la lecture du tableau VII : à la fin de l'expérience, l'auxiliaire, bien que restée la Guêpe *subordonnée* selon la terminologie de PARDI, est *toujours* la femelle la plus féconde. Dans le nid 13 b_2 - 54 cette fécondité est vingt-deux fois plus grande que celle de la femelle α (2).

Du fait de cette constatation, on ne peut malheureusement tirer aucune conclusion *certaine* des expériences très intéressantes faites par PARDI et CAVALCANTI en 1951. Leur *contrôle* de l'état ovarien de la Guêpe isolée est en effet basé sur la *seule* position hiérarchique occupée. Rien ne prouve que les ovaires de ces Guêpes, observés neuf jours après le début de l'expérience, *se soient réellement ainsi développés*. Ceci est d'autant plus douteux que, selon DELEURANCE (3), le fait que ces femelles construisaient des *nouvelles* cellules apporte de fortes présomptions en faveur d'un état ovarien développé, avec présence d'œufs mûrs.

PARDI admet que dans certains cas les ovaires d'un sujet β peuvent être plus développés que ceux d'un individu α . Mais alors la Guêpe β « lutte pour conquérir la position α ». Nous n'avons observé, dans toutes ces expériences, aucun changement d'attitude significatif, chez les auxiliaires, qui corresponde à cette affirmation.

En définitive, si nous admettons qu'il existe normalement une corrélation entre l'état ovarien et la « *dominance* » sociale, la signification et le rôle de cette « *dominance* » restent encore obscurs.

ÉTUDE DE L'OOPHAGIE

Nous traiterons dans un travail ultérieur du problème détaillé de l'oophagie et de son rôle dans la monogynie fonctionnelle. Pour le moment, signalons les points suivants :

(1) Lorsque la population comprend un *petit* nombre d'individus.

(2) Cf. également note 4, page 167.

(3) Communication personnelle.

a) Bien qu'il soit en toute rigueur impossible de séparer l'oophagie *différentielle* de l'oophagie *nutritive* lorsque du couvain est présent, les tableaux I à VI montrent nettement que l'oophagie persistante des pondéuses principales *normales* est essentiellement de nature *différentielle* (1). La *monophagie* *différentielle* se sépare donc nettement de la monogynie fonctionnelle par sa *stabilité*. Il est beaucoup plus rare de voir apparaître, ou réapparaître, de l'oophagie *différentielle* chez une auxiliaire, que d'assister à la reprise de la ponte.

b) L'oophagie *différentielle* est liée au fonctionnement ovarien (2). Ceci nous explique son *extinction* chez les pondéuses principales des nids 13 b_2 - 54 et 4 a_1 - 54.

c) Il existe un gradient *temporel* précis dans l'oophagie *différentielle*. Les œufs étrangers sont d'autant plus rapidement détruits qu'ils sont plus récents. En général, la destruction affecte les œufs âgés de moins de vingt-quatre heures. Ce phénomène est bien visible sur les tableaux I à VI. Il joue un rôle *très important* dans le mécanisme de la monophagie *différentielle*.

d) Le comportement oophagique *différentiel* est influencé par la présence et la *persistance* des œufs pondus par la Guêpe.

Ces deux derniers facteurs sont vraisemblablement essentiels dans la *stabilité* de la monophagie *différentielle*.

e) La destruction systématique de ses œufs ne paraît pas affecter la ponte de l'auxiliaire. Il ne semble pas que l'on doive envisager l'intervention d'un phénomène de *frustration* pour expliquer la monogynie fonctionnelle.

f) L'oophagie *différentielle* ne paraît pas influencer la fécondité.

g) L'intervention d'un *effet de groupe*, notamment d'une dominance sociale, ne semble pas plus en cause que dans la monogynie fonctionnelle.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les résultats de notre étude, sur *P. gallicus* L., indiquent que dans la société polygyne la monogynie fonctionnelle est un phénomène *relatif*, qui mettrait essentiellement en jeu, non pas une inhibition, mais un facteur d'empêchement (absence d'alvéoles aptes à recevoir un œuf). La monophagie *différentielle* présente un caractère beaucoup plus stable. L'absence d'inhibition ovarienne et le rôle joué par l'oophagie *différentielle* montrent que la véritable signification *biologique* de la différenciation sociale observée entre les membres d'une association polygyne est, non pas une seule pondéuse dans la société, mais une seule *mère*, c'est-à-dire une descendance *pure*.

(1) Normalement, l'oophagie nutritive s'arrête dès que les larves ont quelques jours d'âge.

(2) DELEURANCE a observé sa cessation chez des pondéuses principales *ovariectomisées*.

Summary.

By a first experimentation, I take 6 two-females nests, in which differential oophagy is already established or is being established. The experiment consists in putting during the night the principal layer (=oophagic) in an enclosure at 6° while the auxiliary remains in the nest during the same time.

As soon as the experiment begins, as might be expected, we note a diminution in the laying of this wasp which is in the ice-box. In the same time, the laying of the auxiliary is increasing without the "relations of dominance" being changed in any manner. The differential oophagy also shows no change, perhaps rather we may observe in one nest, after one month of experimentation, a slight diminution in the oophagic condition.

"The obtained results depend particularly upon the total time during which each of the two wasps remains in the nest."

It appears also that the effect of group has no predominate part. The development of the fecundity of the auxiliaries seems to be bound to the superabundance of free cells, created by the diminution of laying in the principal layer.

Zusammenfassung.

In einer ersten Versuchsreihe wurden 6 *Polistes*-Nester mit 2 Weibchen verwendet, bei denen die differentielle Oophagie bereits eingesetzt hatte oder gerade begann. Das Experiment bestand darin, daß die Haupteierlegerin (das eierfressende dominierende Weibchen) jeweils während der Nacht vom Nest abgetrennt und bei 6° C eingeschlossen wurde. Das Hilfswibchen verblieb während dieser Zeit im Nest. Dies führte erwartungsgemäß gleich nach Versuchsbeginn zu einer Verringerung der Eiablage bei der nächtlich gekühlten Wespe. Gleichzeitig nimmt die Eiablagezahl des Hilfswibchens zu, ohne daß sich jedoch die Dominanz-Beziehungen verändern. Die differenzielle Oophagie veränderte sich ebenfalls nicht, wenngleich in einem der beobachteten Nester nach Ablauf eines Versuchsmonat eine geringe Verminderung der Oophagie eintrat. Weitere Versuche haben zum Ziel eine Reihe von Faktoren auszuschließen. Ein Gruppen-Effekt scheint keine besondere Rolle zu spielen. Die Determination des Geschehens scheint an einen Überschuß freier (unbelegter) Zellen gebunden zu sein, der durch die Verminderung der Ablagezahl des Hauptweibchens entsteht.

BIBLIOGRAPHIE.

1942. ALLEE (W. C.). — Social dominance and subordination among vertebrates (*Biol. Symposia*, **8**, 139-162).
 1946. DELEURANCE (E. P.). — Une régulation sociale à base sensorielle périphérique : l'inhibition de la ponte des ouvrières chez les *Polistes* (Hyménoptères-Vespides) (*C. R. Ac. Sc.*, **223**, 871-872). — 1950. Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les *Polistes* (Hyménoptères-Vespides) (*C. R. Ac. Sc.*, Paris, **230**, 782-784). — 1952, *a*. Discussion in PARDI. Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. Structures et physiologie des Sociétés animales (*Coll. Int., C. N. R. S.*, Paris, 190-192). — 1952, *b*. Étude du cycle biologique du couvain chez *Polistes*. Les phases « couvain normal » et « couvain abortif » (*Behaviour*, **4** [2], 104-115). — 1954. Étude de l'activité bâtisseuse d'origine « interne » chez les *Polistes* (Hyménoptères-Vespides) (*Coll. Int. sur l'Instinct*, Paris, Fondation Singer-Polignac [sous presse]). — 1955. Contribution à l'étude biologique des *Polistes* (Hyménoptères-Vespides). I. L'activité bâtisseuse (*Thèse*, Paris [à paraître]).

1952. GRASSÉ (P. P.). — La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. Structure et physiologie des sociétés animales (*Coll. Int., C. N. R. S.*, Paris, 323-331). — 1946. Sociétés animales et effet de groupe (*Experientia*, **2**, 77-82).
1946. PARDI (L.). — Ricerche sui Polistini. VII. La Dominazione e il ciclo ovarico annuale in *Polistes gallicus* L. (*Boll. Istit. Ent. Bologna*, **16**, 25-48).
1951. PARDI (L.), CAVALCANTI (M.). — Esperienze sul meccanismo della monoginia funzionale in *Polistes gallicus* L. (Hyménoptères-Vespides) (*Boll. di Zoologica*, **18**, 247-252).
-

ARBEITERINNENFERTILITÄT UND AUFGUCHT VON GESCHLECHTSTIEREN ALS REGULATIONSGLEISTUNG DES AMEISENSTAATES

von

Karlheinz BIER

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg (Deutschland).

Mit der Bildung von Ersatzgeschlechtstieren antwortet der Termitenstaat höchst eindrucksvoll auf den Verlust seiner Geschlechtstiere. Der Ameisenstaat verfügt im Allgemeinen über keine solche Kaste. Die flügellosen Männchen, die bei einem Teil der Ponerinen auftreten (vergl. LE MASNE, 1953, 1955), stellen zwar ein morphologisches Analogon dar, sie sind aber als Männchen ursprünglich Geschlechtstiere und deshalb den Ersatzgeschlechtstieren der Termiten nicht unmittelbar vergleichbar.

Jedoch zeigt auch der Ameisenstaat nach Entfernung der Königin typische Regulationsleistungen, denen aber im Verband der holometabolen Formiciden engere Grenzen gesetzt sind als im Termitenstaat. Die Betrachtungen beziehen sich vor allem auf Ergebnisse innerhalb der **Formica-rufa**-Gruppe, und hier wiederum besonders auf die Wiesenameise **Formica rufa pratensis** Retz., eine Art, die weder primitiv genannt werden kann, noch als besonders spezialisierte Form zu betrachten ist. Diese Art reagiert auf zweierlei Weise bei dem Verlust ihrer Königinnen :

- 1) Nachzucht von Geschlechtstieren,
- 2) Eiablage eines Teils der Arbeiterinnen.

Diese beiden Reaktionen treten jedoch nicht zu allen Jahreszeiten gleichmässig auf, denn sie sind eng verflochten mit dem Jahreszyklus, den die Ameisenkolonien in unseren gemäßigten Breiten durchmachen.

NACHZUCHT VON GESCHLECHTSTIEREN

Die Bedingungen, unter welchen innerhalb der **Formica-rufa**-Gruppe Geschlechtstiere entstehen, sind sowohl aus Freilandbeobachtungen (GÖSSWALD, 1951, a, b) wie auch Formicarversuchen (GÖSSWALD und BIER, 1953, a, b, 1954, a, b ; BIER, 1954, a) bekannt. Nach dem Erwachen aus der Winterstarre, während der keine Brut vorhanden ist, werden aus den ersten Gelegen reine Geschlechtstierbruten großgezogen. Ihnen folgen später im Jahre bei den Waldameisen nur noch Arbeiterinnen, während bei der Wiesenameise, zumindest im Raume von Würzburg, außer den Arbeiterinnen in den Monaten Juli/August noch eine zweite, meist mit Arbeiterinnen untermischte Geschlechtstierbrut entsteht. Die Aufzucht der beiden Geschlechtstierbruten wird durch die während dieser Zeit

gesteigerte trophische Potenz der Brutpflegenden Arbeiterinnen bedingt (GÖSSWALD und BIER, 1953, b). Während der Zeit der Arbeiterinnenaufzucht im Freiland entstehen auch in weisellosen Formicargruppen nur Arbeiterinnen, eine Nachschaffung wie bei der Honigbiene findet nicht statt. Andererseits ist während der Geschlechtstieraufzuchtphase (G-Phase) die Erzeugung von Geflügelten neben der Königin an eine Mindestzahl von Arbeiterinnen gebunden ($1 \text{ ♀} : 600 \text{ ♀}$), während weisellose Gruppen in G-Phase noch in einer Stärke von 30 ♀ Geschlechtstiere aufziehen. Der hemmende Einfluß der Königin auf die Aufzucht von Geflügelten, der sich beim Vergleich der weisellosen und weiselrichtigen Gruppen ergibt,

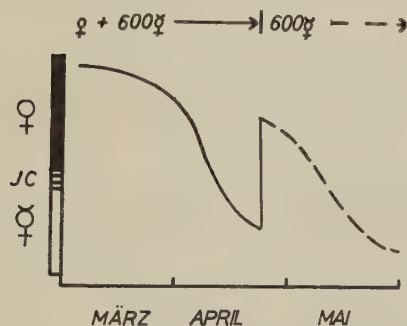


Abb. 1. — Aufzuchtergebnisse einer Formicarzucht von *Formica rufa pratensis* Retz. mit einer Königin und 600 Arbeiterinnen. Entweilt am 22.4 (nach Zuchtprotokoll Prat. 20 + ♀ aus GÖSSWALD u. BIER, 1953 b), IC = Intercastr.

wird besonders deutlich, wenn man unmittelbar nach dem Ende der G-Phase, sobald die ersten Arbeiterinnenlarven sich anschicken, ihren Kokon zu spinnen, die Königin aus dem Formicarvolk entfernt. Aus den dann noch vorhandenen Eiern und Eilarven, die sich bei Anwesenheit der Königin zu Arbeiterinnen entwickelt hätten, werden Vollweibchen aufgezogen. Bis hierher ähnelt der Vorgang in gewissem Grade der Nachschaffung von Königinnen im Bienenstaate. Gibt man der entweilten Gruppe weiterhin befruchtete Eier zu, so zeigt sich aber, daß nach einigen Wochen auch im weisellosen

Zustand die Aufzucht von Weibchen erlischt und nur noch Arbeiterinnen entstehen. Nur in dieser, bei 27° einige Wochen währenden Übergangsphase tritt als Regulationsleistung auf den Verlust der Königin eine Nachzucht von Weibchen an Stelle von Arbeiterinnen auf. In Abb. 1 sind diese Vorgänge graphisch dargestellt.

Stärker als bei der Wiesenameise zeigt sich bei der polygynen Form der Waldameise, *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw., der hemmende Einfluß der Königin auf die Aufzucht von Geschlechtstieren. Hier entstehen im Freiland wie auch im Formicar Geflügelte überhaupt nur bei „physiologischer Weisellosigkeit“. Diesen Zustand bewirken besondere Verhaltensweisen. Während die Königinnen nach Ablage der zum Geschlechtstier prädisponierten Wintereier die durch eigenen Wärmehaushalt temperierte Nestkuppel verlassen und kalte Nestbezirke aufsuchen, bleibt die prospektive Geschlechtstierbrut mit den aktiven Arbeitern im warmen Teil des Nestes (GÖSSWALD und BIER, 1954, b).

ARBEITERINNENFERTILITÄT

Das Ausmaß und die Bedeutung der Arbeiterinnenfertilität bei den Formiciden ist umstritten. Von zahlreichen Arten ist bekannt, daß die Arbeiterinnen Eier legen können (Zusammenstellungen bei GOETSCH, 1938, LEDOUX, 1954), während bei einigen hochentwickelten Formen mit ausgeprägtem Kastendimorphismus die Arbeiterinnenfertilität erloschen ist, z.B. : **Pheidole**, **Solenopsis** (GOETSCH, 1940), **Tetramorium caespitum** (WEYER, 1928), **Eciton** sp. (SCHNEIRLA, 1948), **Monomorium pharaonis** (PEACOCK, zit. bei BRIAN, 1953). Unter den noch zur Eiablage befähigten Arten nimmt die Tendenz zur Arbeiterinnenfertilität mit zunehmendem Kastendimorphismus ab (1) (BIER, 1953). Die Legefähigkeit der Arbeiterinnen besitzt somit keinen oder einen negativen Selektionswert für die Entwicklung differenzierter Staatswesen. Sie kann auch nicht, wie es einige ältere Autoren wollten, für die Vererbung spezifischer Arbeiter-eigenschaften von Bedeutung sein, da sie gerade bei ausgeprägtem Dimorphismus nicht mehr vorhanden ist (HÖLLDOBLER, 1936, 1952).

Im Zusammenhang mit unserem heutigen Thema interessiert aber vor allem die Frage, ob die Arbeiterinnen der Arten, die über eine potentielle Arbeiterinnenfertilität verfügen, nur in weisellosen Gruppen oder auch neben der Königin Eier legen. Letzteres ist nach LE MASNE (1952) und BRIAN (1953) bei einigen relativ primitiven Formen der Fall, sowie auch, verbunden mit Amphitokie, in der spezialisierten Gattung **Ecophylla** (LEDOUX, 1949, 1954).

Bei **Formica rufa pratensis**, wie auch bei **Leptothorax tuborum unifasciatus** Latr. und (Servi-) **Formica gagates** Latr. (BIER, 1954, b), tritt die Eiproduktion durch Arbeiterinnen jedoch nur als Regulationsleistung, als Ersatzgeschlechtstierfunktion nach Verlust der Königin auf. Dies wurde mittels zwei Versuchsanordnungen festgestellt :

a) Zu allen Jahreszeiten findet eine Eiablage in einer Arbeitergruppe erst nach einem bestimmten, temperaturabhängigen Zeitraum nach der Entweiselung statt (Inkubationszeit).

b) Wenn die Eiproduktion in einer weisellosen Gruppe angelaufen ist, werden dort, zumindest eine Zeit lang, bedeutend mehr Eier erzeugt, als in einer gleichstarken Gruppe mit Königin.

Der zweite Versuch beweist zwar nur eine Hemmwirkung der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität. Da aber die Eiproduktion in der Königinnengruppe gegenüber der weisellosen Gruppe niedrig und die Eiproduktion der Königin, für sich betrachtet, beträchtlich ist, bleibt praktisch kein Raum für eierlegende Arbeiterinnen neben der Königin. Wenn man die Hemmwirkung der Königin auf die Eiablage der Arbeiterkaste klar erkannt hat, bleibt es für das Verständnis der Regulationsvorgänge im

(1) Eine interessante Parallele stellt die sich mit zunehmender Organisationshöhe verringernde Fähigkeit zur Ersatzgeschlechtstierbildung bei den höheren Termiten (*Termitidae*) dar (NOIROT, 1955).

Ameisenstaat auch relativ belanglos, ob unter besonderen Umständen eine oder einige Arbeiterinnen neben der Königin Eier legen. Der Zustand der „physiologischen Weisellosigkeit“ während der Geschlechtstieraufzucht bei **Formica rufa rufo-pratensis minor** bietet sich für derartige Vorgänge als Modell an. Tatsächlich dürfte aber bei **Formica rufa pratensis** wie auch sicherlich bei manchen anderen Arten eine Eiablage durch Arbeiterinnen neben der Königin äußerst selten sein. In über 80 weisellosen Versuchsgruppen (die zu allen Jahreszeiten eingebracht wurden und größtenteils zu Untersuchungen über die Kastendetermination Verwendung fanden) legten die Arbeiterinnen in keinem Falle vor Ablauf einer mehr oder weniger langen Inkubationszeit. Es ist auch zu beachten, daß die Hemmwirkung auf die Arbeiterinnenfertilität nicht allein von der Königin sondern in begrenztem Umfang auch von der Brut ausgeht (BIER, 1954, b).

Auf anderem Wege kam WEYER (1928, 1929) zu dem Ergebnis, daß die Ameisenarbeiterinnen normalerweise steril sind. Durch Präparationen und histologische Untersuchungen stellte er vor allem an **Formica rufa** und **Camponotus ligniperda** fest, daß alle jungen Arbeiterinnen im Alter von 3 Wochen und gelegentlich auch ältere Nestgenossinnen gut entwickelte Ovarien haben. Aber es ist das normale Schicksal der Oocyten, in den Ovariolen wieder resorbiert zu werden. Ein gut entwickeltes Ovar allein kann damit in keinem Falle als ausreichender Beweis einer Eiablage der Arbeiterinnen gelten.

Die Fertilität weiselloser Gruppen der Wiesenameise zeigt nun starke jahreszeitliche Schwankungen. Aus der Winterruhe kommende Arbeiter-

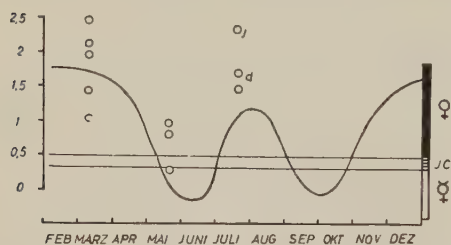


Abb. 2. — Arbeiterinnenfertilität und trophische Potenz zur Aufzucht von Geschlechtstieren bei **Formica rufa pratensis**. Linke Ordinate: Arbeiterinnenfertilität (Eianzahl : Arbeiterinnenanzahl) Eiablage weiselloser Gruppen nach 4 Wochen = 0. Rechte Ordinate: Aufzuchtergebnisse (durchgehende Linie) bei gleichem Eimaterial als Indikator der trophischen Potenz der Arbeiterpopulation.

gruppen beginnen bei 27°, falls ihnen keine Brut zugegeben wird, nach einer Inkubationszeit von 12-19 Tagen mit einer starken Eiproduktion, die 1-2 Wochen später ihren Gipfel erreicht und dann merklich nachläßt. Bei **Myrmica rubra** liegen nach BRIAN (1953) zu Beginn der Aktivitätsperiode ähnliche Verhältnisse vor. Setzt man aber gleichstarke Arbeitergruppen der Wiesenameise 2 Monate später an, nachdem sie im Freiland bereits die Aufzucht der Geschlechtstiere besorgt haben, so werden weit-

aus weniger Eier gelegt. Danach steigt die Ablagetendenz im Juli/August wieder an. Dieser zweite Gipfel wird offensichtlich durch den in dieser Jahreszeit vorhandenen Anteil junger Arbeiterinnen bewirkt, die nach WEYER (1928) eine maximale Ovariolenfüllung aufweisen. Tatsächlich übertrifft eine nur aus frischgeschlüpften Arbeiterinnen bestehende Gruppe (Abb. 2, j) die Legeleistung einer zu gleicher Zeit

aus demselben Volk entnommenen Arbeitergruppe (Abb. 2, d), die wahrscheinlich alle Altersstufen enthielt.

DIE MÖGLICHEN URSACHEN DER REGULATIONSLEISTUNGEN

Die Zeiten gesteigerter (potentieller) Arbeiterinnenfertilität fallen zusammen mit den Zeiten, in denen die Arbeiter die trophische Potenz zur Aufzucht von Geschlechtstieren haben (Abb. 2). Die einfachste Erklärung dieser Parallelität ist zweifellos, sie auf die gleiche Ursache zurückzuführen. Es liegt nahe, an eine jahreszeitlich gesteigerte Aktivität bestimmter, futtersaftproduzierender Drüsen zu denken, die die Aufzucht von Geschlechtstieren und gegebenenfalls die gesteigerte Arbeiterinnenfertilität bedingt. Normalerweise sind die Königin und (vermutlich nur junge) Larven die Verbraucher dieser die Fruchtbarkeit und das Wachstum fördernden Nahrung. Werden diese beiden Konsumenten ausgeschaltet, so verbrauchen die Arbeiterinnen selbst, und zwar immer die größten und damit königinnenähnlichsten unter ihnen, diese „profertilen“ Stoffe und beginnen Eier zu legen (BIER, 1954, b). Nach PAIN (1954) spielt eine „substance de fécondité“ bei der Honigbiene eine weitgehend gleiche Rolle wie die „profertilen“ Stoffe bei den von uns untersuchten Ameisen. Bei aller Ähnlichkeit des regulatorischen Verhaltens von **Formica rufa pratensis** und **Apis mellifica** müssen jedoch zwei Unterschiede beachtet werden. Bei der Honigbiene entstehen keine reinen Geschlechtstierbruten und die Nachschaffung ist praktisch unbegrenzt, während die Wiesenameise im Frühjahr reine Geschlechtstierbruten aufzieht und die Produktion Geflügelter danach auch im weisellosen Zustande gänzlich erlischt. Bei den Ameisen treten die jahreszyklischen Veränderungen im physiologischen Zustand der Arbeiter, die zwar auch bei der Honigbiene vorhanden sind (MAURIZIO, 1954) offensichtlich stärker in Erscheinung und wirken sich in der Kastendetermination aus. Da zu bestimmten Zeiten die Aufzucht von Geschlechtstieren auch in weisellosen Gruppen völlig erlischt, ist sie (abgesehen von unterschiedlich prädisponierten Eitypen) nur von der dem physiologischen Zustand der Arbeiterinnen entsprechenden Futtersaftproduktion und der Verteilung dieser Nahrung abhängig. Weiterhin ließ sich zeigen, daß es nur von der Anzahl der Arbeiterinnen abhängt, ob Geflügelte oder Arbeiter aufgezogen werden (GÖSSWALD und BIER, 1953 a). Bei der Wiesenameise spricht nichts für das Vorkommen eines von der Königin abgesonderten Hemmstoffes, der wie bei der Biene als „queensubstance“ (BUTLER, 1954) die Nachzucht von Geschlechtstieren unterbindet.

Die Hemmung der Arbeiterinnenfertilität läßt sich nicht so eindeutig auf bestimmte Faktoren zurückführen. Auch dabei soll nach neuen Untersuchungen (PAIN, 1955) ein von der Königin produzierter Hemmstoff (vermutlich mit BUTLER's „queen-substance“ identisch) bei der Biene

eine wichtige Rolle spielen (1). Die Mitwirkung einer solchen Substanz bei der Unterbindung der Eiablage der Ameisenarbeiterinnen kann zwar nicht ausgeschlossen werden, sie ist aber keine notwendige Hypothese, da sich die Hemmwirkung durch eine zu Gunsten der Königin gesteuerte Verteilung der „profertilen“ Stoffe hinreichend erklären läßt, wie bereits ausgeführt wurde. Die heute dargestellte Gleichzeitigkeit von Geschlechtstieraufzucht und erhöhter Arbeiterinnenfertilität ist ein weiteres Argument für diese Auffassung. Sie weist auf die Wichtigkeit der Futtersaftproduktion für die verstärkte Arbeiterinnenfertilität hin.

Summary.

With *Formica rufa pratensis* Retz., the “Wiesenameise”, two typical “regulation achievements” take place after the removal of the queen.

1. The breeding of sexual individuals ;
2. The laying of eggs by some of the workers.

The breeding of sexual individual, however, takes place only at certain times of the year. In spring and in the middle of summer sexual individuals bred outdoors and also in the “Formicarium” besides the queen; in the intervals only workers are bred. If the queen is removed towards the end of the period in which the young sexuals are being bred, the breeding period is lengthened by some weeks. Naturally this is followed by a decrease in the brood of the workers. The other “regulation achievement” which follows the removal of the queen in the ant state is the fertilisation of a part of the workers. That the egg-laying of the workers is a response to the removal of the queen can be ascertained from the following findings.

- a) The fertility of the workers comes into effect only after a certain space of time depending upon the temperature.
- b) The yield of eggs from groups of workers without a queen is greater than that from groups of the same size with a queen.

The extent of fertility among the workers fluctuates according to the time of the year in the same way as does the trophic potency of the workers to breed sexual individuals. It is probable that the increase in the fertility of the workers and in the potency of the workers to breed sexual individuals originate from the same cause: a seasonally-conditioned activation of certain gland-systems in the workers.

Résumé.

Chez la *Formica rufa pratensis* Retz. (« Wiesenameise ») se produisent deux processus-types de régulation après éloignement de la reine :

1. Élevage des sexués,
2. Ponte des œufs d'une partie des ouvrières.

L'élevage des sexués n'a lieu qu'à certaines saisons. Au printemps et en plein été a lieu l'élevage des sexués à côté de la reine en plein air ou dans le « Formicarium » ; pendant les périodes intermédiaires a lieu l'élevage des ouvrières. Si vers la fin de l'élevage des sexués on éloigne la reine, l'élevage des fourmis ailées se prolonge de quelques semaines pour céder bientôt la place, comme cela est naturel, aux couvées des ouvriers. L'autre processus de régulation, au moyen duquel la société formicole répond

(1) Auch Groot und Voogd (1954) berichteten über einen solchen Hemmstoff bei der Honigbiene.

à l'éloignement de la reine, consiste en une fertilisation d'une partie des ouvrières. Le fait que la ponte des œufs par les ouvrières constitue une réponse à l'éloignement de la reine est prouvé par les circonstances suivantes :

1. La fertilité des ouvrières ne se développe qu'après un certain laps de temps, dépendant de la température ;

2. Les œufs pondus par les groupes d'ouvrières dépourvus de reine sont plus nombreux que dans les groupes de même densité avec une reine.

Le potentiel de fécondité des ouvrières varie pour chaque saison en proportion de la puissance trophique des ouvriers pour l'élevage des sexués. Il est vraisemblable que la fécondité augmentée des ouvrières et la puissance d'élevage des sexués soient à imputer à la même cause : une activation saisonnière d'un certain système glandulaire des ouvrières.

LITERATUR.

1953. BIER (K.). — Vergleichende Untersuchungen zur Fertilität der Ameisenarbeiterinnen (*Zool. Anz.*, **150**, 282-288). — 1954, a. Ueber den Saisondimorphismus der Oogenese von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. und dessen Bedeutung für die Kastendetermination (*Biol. Zbl.*, **73**, 170-190). — 1954, b. Ueber den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat (*Ins. soc.*, **1**, 7-19).
1953. BRIAN (M. V.). — Oviposition by workers of the ant *Myrmica* (*Physiol. Comp. Oecol.*, **3**, 23-36).
1954. BUTLER (C. G.). — The importance of queen-substance in the life of the honeybee colony (*Bee World*, **35**, 169-176).
- 1951, a. GÖSSWALD (K.). — Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene (*Lüneburg, Metta Kinau*). — 1951, b. Ueber den Lebenslauf von Kolonien der Roten Waldameise (*Zool. Jb. System. Oekol. u. Geogr.*, **80**, 27-63).
- 1953, a. GÖSSWALD (K.), BIER (K.). — Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica* (*Naturwiss.*, **40**, 38-39). — 1953, b. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica*. 2. Die Aufzucht von Geschlechtstieren bei *Formica rufa pratensis* Retz. (*Zool. Anz.*, **151**, 126-134). — 1954, a. 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gössw. (*Ins. soc.*, **1**, 229-246). — 1954, b. 4. Physiologische Weisellosigkeit als Voraussetzung der Aufzucht von Geschlechtstieren im polygynen Volk (*Ins. soc.*, **1**, 305-318).
1938. GOETSCH (W.). — Die Koloniegründung der Formicinen und ihre experimentelle Beeinflussung (*Z. Morphol. u. Oekol.*, **33**, 201-260). — 1940. Vergleichende Biologie der Insektenstaaten (*Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig*).
1954. GROOT (A. P. de), VOOGD (S.). — On the Ovary Development in Queenless Worker Bees (*Experientia*, **10**, 384).
1936. HÖLLDOBLER (K.). — Beiträge zur Kenntnis der Koloniegründung der Ameisen (*Biol. Zbl.*, **56**, 230-248). — 1952. Ueber den Brutpflegeinstinkt sozialparasitischer Ameisenweibchen (*Z. angew. Entom.*, **34**, 291-293).
1949. LEDOUX (A.). — Recherches sur la biologie de la Fourmi fileuse *Cecophylla longinoda* Latr. (*Ann. Sc. Nat., Zool.*, **11**, **12**, 313-461). — 1954. Recherches sur le cycle chromosomique de la Fourmi fileuse *Cecophylla longinoda* Latr. (*Ins. soc.*, **1**, 149-175).
1952. LE MASNE (G.). — Sur la fécondité des ouvrières de Fourmis. Diskussionsbeitrag (*Coll. int.*, **34**, 138-140, Paris, 1950). — 1953. Observations sur la biologie de la Fourmi *Ponera eduardi* For. La descendance des ouvrières fécondées par les mâles ergatoïdes (*C. R. Ac. Sc., Paris*, **236**, 1096-1098). — 1955. La signification des reproducteurs aptères chez la Fourmi *Ponera eduardi* For. (2. Kongress int. Union Stud. soz. Ins., Würzburg).
1954. MAURIZIO (A.). — Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Landw. Jb. d. Schweiz*, **68**, 115-182).

1955. NOIROT (CH.). — Les sexués de remplacement chez les Termites supérieurs (*Thermitidae*) (2. Kongress int. Union Stud. soz. Ins., Würzburg).
1954. PAIN (J.). — La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles. Critique des travaux de Müssbichler (*Ins. soc.*, **1**, 59-70). — 1955. Influence des reines mortes sur le développement ovarien des jeunes ouvrières d'Abeilles (*Apis mellifica*) (*Ins. soc.*, **2**, 35-43).
1948. SCHNEIRLA (T. C.). — Army-ant life and behavior under dry season conditions with special reference to reproductive functions. 2. The appearance and fate of the males (*Zoologica*, **33**, 89-112).
1928. WEYER (F.). — Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopterenarbeiterinnen (*Z. wiss. Zool.*, **131**, 345-501). — 1929. Die Eiablage bei *Formica rufa*-Arbeiterinnen (*Zool. Anz.*, **84**, 253-255).

DISCUSSION

Dr. LEDOUX. — Existe-t-il une différence morphologique entre les œufs pondus par les femelles et ceux pondus par les ouvrières.

Dr. BIER. — Nein, bei der Wiesenameise, *Formica rufa pratensis* Retz. wurde auch immer nur das Entstehen von Männchen aus Arbeiterinnengelegen beobachtet. Die Verhältnisse liegen anders als bei *Cecophylla*.

Dr. LANGE. — Wenn ich Sie richtig verstanden habe, geht aus Ihrem Referat hervor, daß die Kasten rein ernährungsmäßig bedingt sind?

Dr. BIER. — Die Ausbildung der Kasten ist eine Modifikation, die auf jeden Fall „trophogen“ im weitesten Sinne des Wortes ist. Wenn eine bessere Ernährung in den Oocyten mitwirkt, sprechen wir von blastogenen Faktoren. Diesen kommt bei der Wiesenameise offensichtlich nur geringe Bedeutung zu.

Dir. GONTARSKI. — Treten in normalen Kolonien von Arbeiterinnen erzeugte Männchen auf und sind diese begattungsfähig wie es für gewisse Hummelarten angenommen wird?

Dr. BIER. — Meine Ergebnisse sprechen dafür, daß in normalen Kolonien die Arbeiterinnen nicht an der Erzeugung von Männchen teilnehmen. Die von Arbeiterinnen abstammenden Männchen besitzen bei der Wiesenameise voll entwickelte Hoden und machen einen durchaus vollwertigen Eindruck.

Prof. Dr. GÖSSWALD. — Es ist vielleicht im Zusammenhang mit dem Thema von Interesse, daß die in *Leptothorax*-Kolonien eindringenden parasitischen Weibchen von *Epimyrmica gößwaldi* die Wirtskönigin abtöten und so eine natürliche Entweiselung vollziehen, auf die die *Leptothorax*-Arbeiterinnen mit einer starken Eiablage antworten.

STOFFWECHSELSTIMULIERENDE HORMONE ALS URSACHE DES VERHALTENS DER HONIGBIENE BEI DER AUFGUCHT VON GESCHLECHTSTIEREN

von

Fritz LUKOSCHUS

Aus der Bundesforschungsanstalt für Kleintierzucht, Celle (Deutschland).

Die Bedeutung des innersekretorischen Systems für das Verhalten von Wirbeltieren ist bekannt. Neuere Untersuchungen von PIEPHO (1950), van der KLOOT u. WILLIAMS (1950), BÜCKMANN (1953) und WIEDBRAUCK (1955) zeigen, dass derartige Abhängigkeiten auch bei Insekten bestehen.

Die im Lebensablauf der Bienenarbeiterin erfolgenden Verhaltens-

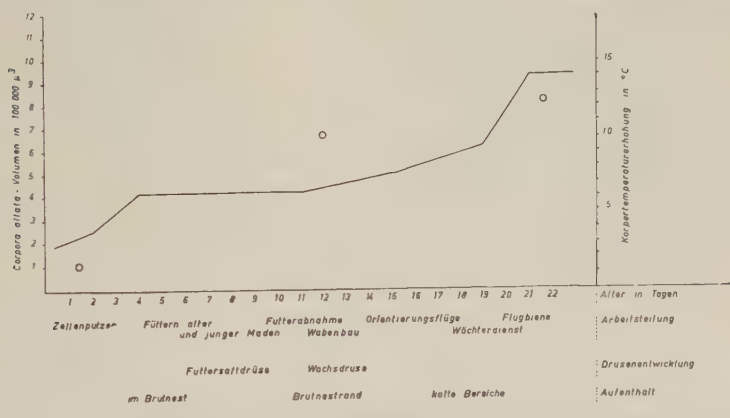


Abb. 1. — Arbeitsteilung, Entwicklung der Futtersaft- und Wachsdrüsen, Aufenthalt im Bienenstock, Volumen der Corpora allata und Körpertemperaturerhöhung im Lebensablauf der erwachsenen Arbeiterin.

änderungen sind eingehend studiert worden. In der Aufwärtsentwicklung des Volkes im Frühjahr fanden RÖSCH (1925), RIBBANDS (1952, 1953), BUTLER (1943) u.a. weitgehend übereinstimmend die in den Beobachtungen der imkerlichen Praxis vielfach bestätigte Arbeitsteilung, die in der vereinfachten Abfolge (ZANDER, 1947) in der Abb. 1 eingetragen ist.

Unter anderen Verhältnissen sind weitgehende Änderungen in der Arbeitsteilung beschrieben worden, die in diesem Zusammenhang jedoch nicht berücksichtigt werden sollen.

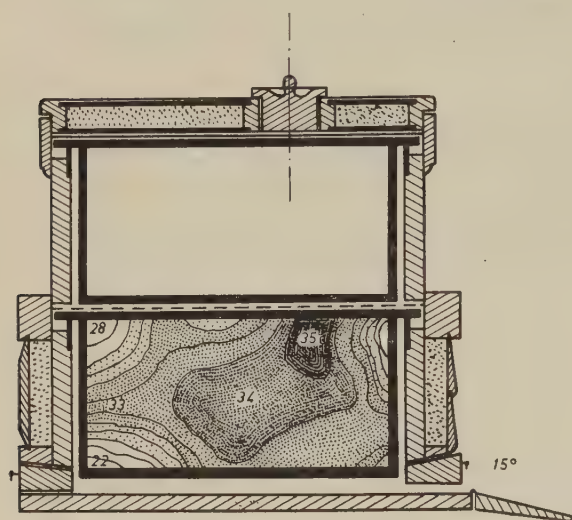
Diese gesetzmässige Folge von Leistungen im Lebensablauf der Einzelbiene führt dazu, dass wir in der Arbeiterin nur ein Glied eines „Organismus höherer Ordnung“ sehen (GÖTZE, 1943).

Parallel mit den Leistungen der Einzelbiene geht die Entwicklung ihrer Futtersaft- und ihrer Wachsdrüsen (KRATKY, 1931; ZANDER, 1947).

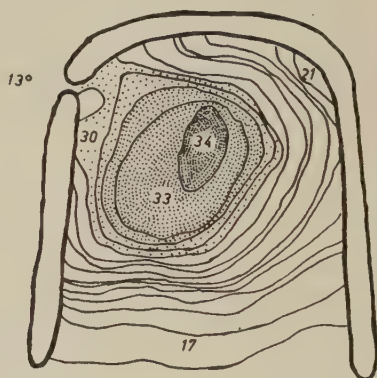
Es soll im folgenden versucht werden, weitere Zusammenhänge aufzuzeigen. Während die Jungbienen sich innerhalb des Brutnestes aufhalten, sind die Stockbienen am Brutnestrande beschäftigt. Die Flugbienen befinden sich jedoch stets ausserhalb des Brutnestes. Diese Regel wird in der Imkerei oftmals praktisch ausgenutzt (ZANDER, 1944).

Im Bienenstock ist nun im Bereich des Brutnestes eine stets gleich-

bleibende Temperatur von ca. 35° C vorhanden, während am Brutnestrande und im Honigraume geringere



Temperaturverteilung in der Wabengasse
6. Juni 1948 08⁰⁰ nach BÜDEL



Lünburger Stülper 1.7.1948

Abb. 2. — Temperaturverteilung im Bienenstock während der Zeit der Königinerneuerung (nach BÜDEL, 1952).

Wärmegrade die Regel sind. Die Jungbiene hält sich also bei ca. 35° C auf, die Flugbiene bei ca. 30° C.

Als experimentelle Bestätigung dieses Verhaltens im Stock können die Ergebnisse von MEYERHOFF (1953) gewertet werden. Danach erwähnen die Bienen mit fortschreitendem Lebensalter geringere Wärmegrade als Vorzugstemperatur.

Die Corpora allata, innersekretorische Drüsen, zeigen starke Veränderungen im Lebensablauf. In Abb. 1 ist das Volumen der Drüsen eingetragen. In den ersten Tagen des Zellenputzens sind die Drüsen sehr klein. In dieser Zeit hält sich die Jungbiene verhältnismässig bewegungsarm im Brutnest auf.

In der folgenden Zeit des Fütterns der Maden steigt das Volumen an. Die Bienen sind schon etwas geschäftiger im Brutnest tätig. Die Stock-

bienen zeigen grosse Drüsen, sie halten sich entsprechend ihrer Arbeitseinteilung am Brutnestrande auf. Die Flugbienen schliesslich mit den riesig angewachsenen Drüsen sind in den kältesten Bereichen des Stockes, im Honigraum, zu finden.

Die *Corpora allata* sind nun, wie THOMSEN (1949) an *Calliphora* nachwies, für die Höhe des Sauerstoffverbrauches, d.h. des Gesamtstoffwechsels, bestimmend. Gleiche Verhältnisse bei der Biene konnten durch eigene Versuche wahrscheinlich gemacht werden (LUKOSCHUS, 1955).

Bei allen Stoffwechselvorgängen, bei denen Sauerstoff verbraucht wird, geht ein Teil der frei werdenden Energie als Wärme verloren. Der Sauerstoffverbrauch eines Tieres gibt also einen Anhaltspunkt für das Ausmass der Wärmeerzeugung.

Bei Insekten wird die Körpertemperatur weitgehend von der Umgebung bestimmt. Als Folge des Stoffwechsels wird eine mehr oder minder grosse Menge Wärme frei, die infolge der fehlenden Wärmeisolierung, der ungünstig grossen Oberfläche und der Ausbildung des Tracheensystems sehr schnell an die Umgebung abgegeben wird. Dennoch lassen sich im Thorax Körpertemperaturen messen, die beachtlich über der Aussen-temperatur liegen. HIMMER (1925, 1927) fand bei seinen Messungen in den Brustmuskeln von Arbeiterinnen bei Jungbienen nur einen sehr geringen Wärmeüberschuss, während dieser bei Flugbienen beachtlich hoch ist (Abb. 1).

Die Körpertemperatur der Biene setzt sich also zusammen aus der Temperatur des Aufenthaltsortes und der eigenerzeugten Wärme. Bei der Jungbiene: hohe Vorzugstemperatur + wenig Eigenwärme, bei der Flugbiene: geringe Vorzugstemperatur + grosse Eigenwärme. Vorzugstemperatur + eigenerzeugte Wärme dürften in jedem Falle die gleiche Körpertemperatur ergeben (Optimaltemperatur?).

Es ist eine in der Praxis der Königinnenzucht und in vielen Laboratorien bekannte Erscheinung, dass sich in einem Thermostaten mit Brutnesttemperatur von 35° c wohl Jungbienen tagelang halten lassen, nicht aber Flugbienen. Flugbienen ohne Möglichkeit aktiver Wärmeregulierung verbrausen bei Brutnesttemperatur. Da das Eiweiss nur wenig oberhalb der Brutnesttemperatur gerinnt, ist es verständlich, dass eine Temperaturerhöhung zu Schädigungen führt (vergl. HIMMER, 1927).

Im Imaginalleben der Arbeiterin ist also folgende Kausalkette wahrscheinlich: *Corpora allata*-Hormon → Stoffwechselintensität → Wärmeerzeugung → Körpertemperatur → Wahl des Aufenthaltsortes innerhalb des Stockes.

In der Puppenzeit liegen ähnliche Verhältnisse vor.

Während die Arbeiterinnen in normalen Wabenzellen aufwachsen, werden für Königinnen besonders geformte und an auffälliger Stelle liegende Weiselzellen ausgezogen. ZANDER (1947) nimmt an, dass dies eine von den Vorfahren übernommene Eigentümlichkeit sei, wie wir sie ähnlich bei stachellosen Bienen und Hummeln finden, die alle Zellen nur einmal benutzen.

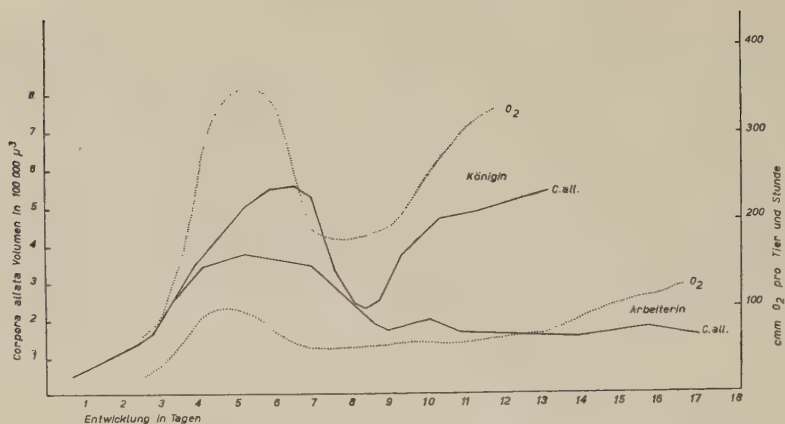


Abb. 3. — Corpora allata-Volumen und Sauerstoffverbrauch während der Entwicklung von Königin und Arbeiterin. Sauerstoffverbrauch nach MELAMPY und WILLIS (1939).

Während der Puppenzeit von Königin und Arbeiterin unterscheiden sich die Corpora allata als Bildungsstätten stoffwechselstimulierender Hormone besonders auffällig (LUKOSCHUS, 1954). Parallel dazu verlaufen die Sauerstoffverbrauchskurven (MELAMPY und WILLIS, 1939). Die Körpertemperaturmessungen während der Puppenzeit der Königin sind leider noch nicht ausreichend, um als Beweis angesehen werden zu können. Sie sind jedoch nicht dringend erforderlich, da — wie bereits vorher erwähnt — Sauerstoffverbrauch ohne Wärmeerzeugung undenkbar ist.

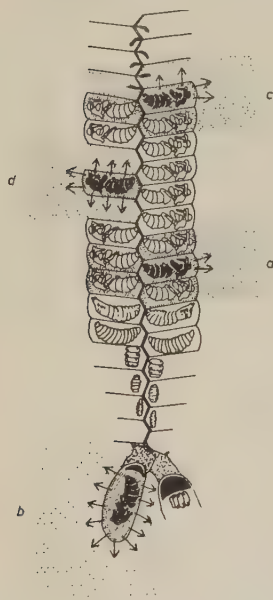


Abb. 4. — Schematischer Schnitt durch den unteren Teil einer Brutwabe eines schwarmreifen Volkes. Höhe der Temperatur ist durch Dichte der Punktierung, Temperaturabgabe durch Pfeile dargestellt.

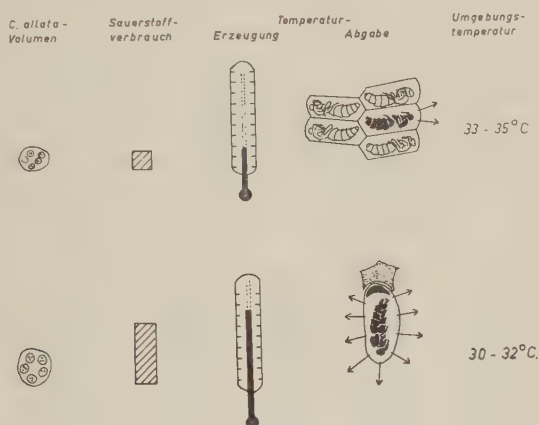
Das heisst jetzt aber, die Königinpuppe erzeugt viel Wärme, die Arbeiterinpuppe nur wenig. Die erzeugte Wärme wird in beiden Fällen an die umgebende Luft in der Wabenzelle abgegeben. Nun ist die Arbeiterin in der üblichen Wabenzelle in der Regel allseitig umgeben von gleichalten Entwicklungsstadien (Abb. 4 a). Auf die abgewandelten Verhältnisse bei lückenhafter Brut (d) und im Augenblick des Schlüpfens (c) will ich in diesem Zusammenhang nicht näher eingehen. Die Umgebungstemperatur der zu betrachtenden Wabenzelle ist an den begrenzenden sechs Zellen der gleichen Wabenseite und an den drei Zellen der entgegengesetzten Seite die gleiche wie in der beobachteten Zelle.

Nur an dem kleinen Zelldeckel herrscht die Wabengassentemperatur. Ein Temperatúrausgleich kann innerhalb der Wabe nicht erfolgen. Eine Wärmeabgabe ist nur möglich durch die

kleine Fläche des Zelldeckels hindurch. Bei der Königinzelle (*b*) dagegen ist die Wärmeabgabe nach allen Seiten möglich.

Es ist nun zu berücksichtigen, dass die Schwarmweiselzelle stets am unteren oder seitlichen Rande des Brutnestes angebracht ist, d.h. in einer geringeren Brutnestrandtemperatur, dargestellt durch die Dichte der Punktierung. Das Temperaturgefälle zwischen Zellinnerem und Umgebung ist im Vergleich zur Arbeiterinzelle vergrössert.

Man kann also gegenüberstellen :



	Arbeiterin.	Königin.
Corpora allata-Volumen	klein.	gross.
Sauerstoffverbrauch	klein.	gross.
Temperaturerzeugung	klein.	gross.
Temperaturabgabemöglichkeit	klein.	gross.
Umgebungstemperatur	hoch.	gering.

Die daraus resultierende Körpertemperatur ist in beiden Kästen vermutlich die gleiche Optimaltemperatur.

Während die Stoffwechselvorgänge im Imaginalleben der Arbeiterin die Ursache für ihr eigenes Verhalten zu sein scheinen, beeinflussen ähnliche Vorgänge in der Puppenzeit nicht das Verhalten der Puppen selbst, sondern das der bauenden Stockbienen zu einem viel früheren Zeitpunkt. Die Anordnung der Zellen darf deshalb nicht nur als Relikt primitiver Brut- und Bauformen aus der Stammesentwicklung der Honigbiene angesehen werden, sondern muss als zweckdienlicher Brutpflegeinstinkt gewertet werden.

Bei der Aufzucht von Ersatzgeschlechtstieren erscheint gegenüber der normalen Aufzucht von Schwarmköniginnen (Abb. 5) eine Abänderung in der Anordnung der Zellen.

Zellen mit jungen Maden werden von den Pflegebienen zu Nachschaffungsweiselzellen ausgezogen und reichlich mit Futtersaft versehen. Diese Zellen liegen in der Regel in der Nähe des unteren oder seitlichen Brutnestrandes mitten in den Wabengassen. Dadurch werden die Tempe-

raturverhältnisse bei Nachschaffungsköniginnen ähnlich wie bei Schwarmköniginnen. Nur in seltenen Fällen, wenn im unteren Bereich des Brutnestes keine geeigneten Maden vorhanden sind, werden auch im mittleren und oberen Teil des Brutnestes Nachschaffungszellen ausgezogen (Abb. 6).

Die in der imkerlichen Praxis in grossen Mengen benötigten Königinnen werden überwiegend als Nachschaffungsköniginnen gezogen. ZANDER u. BECKER (1923) stellten in umfangreichen Versuchen fest, dass bis zu einem Futterwechseltermin von drei Tagen Larvenzeit vollwertige Königinnen beim Umlarverfahren entstehen. Sie weisen anatomisch keine Unterschiede zu Schwarmköniginnen auf. Bei der angewandten Methode werden die Weiselstopfen in mehreren Etagen des Zuchträhmchens mitten in das Brutnest des möglichst starken Pflegevolkes gestellt, „damit die Königinnen schön warm stehen“ (Abb. 7). Dabei treten in den oberen Latten des Zuchtrahmens andere Verhältnisse auf, als wir sie vorhin bei der Schwarmzelle besprochen haben. Die Umgebungstemperatur ist höher.

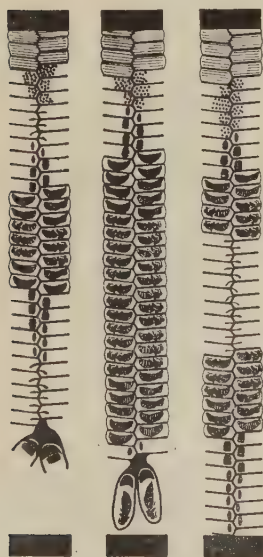


Abb. 5. — Schematischer Schnitt durch einen Teil eines schwarmreifen Volkes.

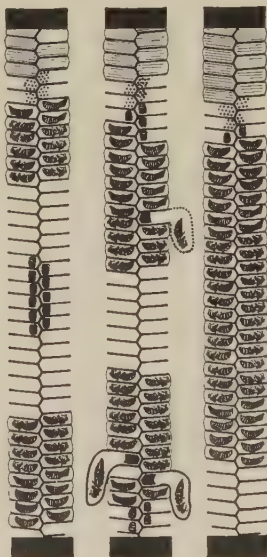


Abb. 6. — Schematischer Schnitt durch einen Teil eines Volkes mit Nachschaffungszellen.

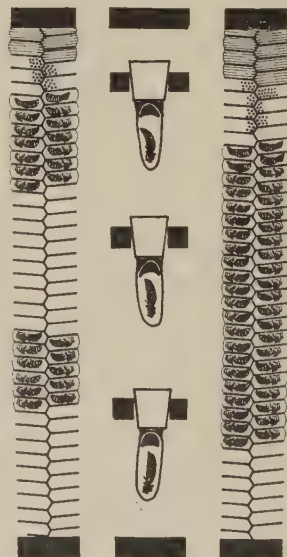


Abb. 7*: Schematischer Schnitt durch einen Teil eines Pflegevolkes.

* Zellen mit Honig sind durch Schraffur, Zellen mit Pollen durch Punktierung dargestellt.

Die Abbildungen wurden nach Stempeln und Vorlagen der „Übungsbeute“ zusammengestellt, die Dr. Wohlgemuth, Landesinst. für Bienenforschung, Celle, freundlicherweise zur Verfügung stellte.

Die Erfahrung lehrt nun, dass die Weiselstopfen in der unteren Zuchtlatte bei starken Pflegevölkern besser angenommen werden als in den oberen. Auch wollen die Klagen der Imker darüber nicht verstum-

men, dass die in der Praxis der Königinnenzucht in grossen Mengen herangezogenen Nachschaffungsköniginnen den Schwarmköniginnen nicht ebenbürtig seien. Während anatomisch keine Unterschiede zu finden sind, sollen solche in der Leistung bestehen.

Dies könnte möglicherweise durch überoptimale Temperaturen verursacht sein, die innerhalb der Nachschaffungszelle entstehen.

Summary.

In the course of life of a working-bee the volume of the corpora allata increases tremendously. The production of warmth depends on the hormones which are stimulating the assimilation. The production of warmth is in positive correlation to the size of the glands. The temperature of preference and the stay of the worker within the hive during the different periods of life are influenced by the intensity of assimilation and the production of warmth combined with it. The temperature of nest-breeding and the production of warmth by the swarming bees leads to superoptimal temperatures of the body.

The chrysalis of worker and queen-bee shows a different size of corpora allata-volume, as well as a different intensity of assimilation, and a different grade of warmth-production. The arrangement of the covered combs and the cells for the queen-bee makes a greatly differing delivery of temperature possible. Equal events at the breeding of queen-bees created in the manner of others are analyzed. The instincts of brood-care at the arrangement and building of swarming-cells and queen-cells created in the manner of others as well as the different acceptance of plugs for the queen-cells in the breeding-frameshow, that the condition of temperature in the cell of the queen-bee must be regarded. The inferior value of later bred queen-bees, which is so often reported, will be discussed under this aspect.

Résumé.

Au cours de la vie d'une ouvrière, le volume des Corpora allata s'accroît considérablement. La production de la chaleur animale dépend de l'hormone de ces glandes stimulatrices du métabolisme. Elle est en corrélation positive par rapport à la grosseur des glandes.

La température privilégiée et le lieu de séjour des ouvrières dans la ruche durant les différents stades de leur existence sont influencées par l'intensité du métabolisme et la production de chaleur qui en dépend. La température du nid où se fait la couvée et la production de chaleur des ouvrières amènent des températures corporelles superoptimales.

Les chrysalides des ouvrières et de la reine présentent des différences dans le volume des Corpora allata, dans l'intensité du métabolisme et la production de chaleur. La disposition des rayons et des cellules de la reine qui sont tous recouverts rend possibles de grandes différences du rendement calorifique. Des phénomènes identiques peuvent être étudiés pendant l'élevage de futures reines productives. L'instinct qui se manifeste dans la protection de la couvée lors de l'établissement et de la construction des cellules de l'essaim et des futures reines productives, de même que les différences que l'on trouve dans l'emploi des couvercles des cellules dans le cadre où se fait l'élevage, amènent à tenir compte des conditions de la température dans la cellule de la reine. L'infériorité souvent mentionnée des futures reines productives doit être traitée en partant de ce point de vue.

LITERATURVERZEICHNIS.

1953. BÜCKMANN (D.). — Über den Verlauf und die Auslösung von Verhaltensänderungen und Umfärbungen erwachsener Schmetterlingsraupen (*Biol. Zbl.*, **72** 276-311).
1952. BÜDEL (A.). — Oberes oder unteres Flugloch? (*Der Imkerfreund*, **7** [11], 107-108).
1943. BUTLER (C. G.), JEFREE (E. P.), KALMUS (H.). — The behaviour of a population of honeybees on artificial and natural life (*J. exper. Biol.*, **20**, 65-73).
1943. GÖTZE (G.). — Das Bienenvolk als psycho-physische Einheit (*Antrittsvorlesungen d. Rhein. Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. a. Rh.*, H. **20**).
1925. HIMMER (A.). — Körpertemperaturmessungen an Bienen und anderen Insekten (*Erlanger Jb. Bienenkd.*, **3**, 44-115). — 1927. Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. II. Die Wärme der Bienenbrut (*Erlanger Jb. Bienenkd.*, **5**, 1-32). — 1927. Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushaltes im Nestbau sozialer Hautflügler (*Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **5**, 375-389).
1950. KLOOT (W. van der), WILLIAMS (C. M.). — An experimental analysis of the spinning behaviour of the *Cecropia* Silkworm (*Anat. Record*, **108**, 511-512). — 1953. Cocoon construction by the *Cecropia* Silkworm. II. The role of the internal environment (*Behaviour [Leiden]*, **5**, 157-174).
1931. KRATKY (E.). — Morphologie und Physiologie der Drüsen in Kopf und Thorax der Honigbiene (*Z. wiss. Zool.*, **139**, 120-200).
1954. LUKOSCHUS (F.). — Untersuchungen zur Entwicklung der Kastenmerkmale bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (Dissertation, Göttingen). — 1955. Untersuchungen zur Metamorphose der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Insectes sociaux*, **2**, 147-162).
1939. MELAMPY (R. M.), WILLIS (E. R.). — Respiratory metabolism during larval and pupal development of the female honeybee (*Apis mellifica* L.) (*Physiol. Zool.*, **12**, 302-311).
1953. MEYERHOFF (G.). — Untersuchungen über die Thermotaxis der Honigbiene *Apis mellifica* L. (*Arch. Geflügelzucht u. Kleintierkunde*, **2**, 36-68).
1950. PIEPHO (H.). — Hormonale Grundlagen der Spinnfähigkeit bei Schmetterlingsraupen (*Z. Tierpsychologie*, **7**, 424-434).
1952. RIBBANDS (C. R.). — Division of labour in the honeybee community (*Proc. Roy. Soc. London*, ser. B., **140**, 32-43).
1953. RIBBANDS (C. R.). — The behaviour and social life of honeybees (*Bee Research Assoc.*, 352 S., London).
1925. RÖSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat (*Z. vergl. Physiol.*, **2**, 571-631). — 1927. Über die Bautätigkeit und das Alter der Baubienen (*Z. vergl. Physiol.*, **6**, 264).
1949. THOMSEN (E.). — Influence of the corpus allatum on the oxygen consumption of adult *Calliphora erythrocephala* (*J. exper. Biol.*, **26**, 137).
1955. WIEDBRAUCK (J.). — Vom Spinnen bei Schmetterlingsraupen und seiner Abhängigkeit von Metamorphosehormon [*Z. f. Tierpsychologie (im Druck)*].
1925. ZANDER (E.), BECKER (F.). — Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene II. (*Erlanger Jb. Bienenkd.*, **3**, 161-223).
1944. ZANDER (E.). — *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*. V. Die Zucht der Biene (Ulmer, Stuttgart, 6. Aufl.). — 1947. *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*. IV. Das Leben der Biene (Ulmer, Stuttgart, 5. Aufl.). — 1951. *Handbuch der Bienenkunde in Einzeldarstellungen*. III. Der Bau der Biene (Ulmer, Stuttgart, 4. Aufl.).

DISCUSSION

Dr. GONTARSKI. — Nach eigenen thermoelektrischen Messungen an ♀-Zellen möchte ich nicht annehmen, dass thermische Reize für die Lokalisation beim Bau der ♀-Zellen in Frage kommen. Theoretisch kann ebensogut angenommen werden, dass die ♀-Larve infolge eines intensiveren Stoffwechsels ein anderes Temperatur-Optimum besitzt als die ♂-Larve. Im übrigen sind die Brutzellen weit weniger Wärmeproduzenten als Rezipienten für die durch die Arbeiterinnen erzeugte Brutwärme. In dieser Hinsicht bietet aber gerade die ♀-Zelle infolge ihrer grösseren Oberfläche weit günstigere Wärmeaufnahmemöglichkeiten.

Dr. KARLSON. — Ist es gerechtfertigt, aus dem histologischen Bild und aus der Grösse der innersekretorischen Drüsen so weitgehende Schlüsse auf ihre Funktion und Hormonproduktion zu ziehen ?

Dr. LUKOSCHUS. — Die Beobachtung der Drüsen bei kurz aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien ist die bei derartigen Untersuchungen übliche Methode. Ihre Berechtigung ist auch bei der Biene experimentell bestätigt.

Dr. HÜSING. — Ist bei Beurteilung der Lage der Weiselzellen am Rande des Brutnestes an eventuelle Einflüsse der Luftfeuchtigkeit gedacht, die innerhalb des Brutnestbereiches ebenfalls Änderungen aufweist wie die Temperatur.

Dr. LUKOSCHUS. — Die Feuchtigkeit wurde in diesem Zusammenhang nicht beachtet.

Dr. DREHER. — Nach den Ausführungen des Herrn Dr. Lukoschus könnte der Eindruck entstehen, daß die Anordnung der Weiselzellen nur durch Temperaturreize bestimmt wird. Diese Auffassung erscheint mir sehr bedenklich. Sie steht nämlich im Widerspruch zu praktischen Beobachtungen, vor allem auch an den Bienenkörben der Lüneburger Imker. Wenn die Waben im Innern des Brutnestes beschädigt sind (z.B. durch durchgebohrte Holzstäbe), so zögern die Bienen nicht, dort Weiselzellen anzusetzen. Dies spricht dafür, daß die Anordnung der Weiselzellen in erster Linie ein Raumproblem ist. Daneben könnte auch die Verteilung der aus dem Brutnest verdrängten Jungbienen eine Rolle spielen.

NOUVELLES RECHERCHES SUR L'INTERATTRACTION CHEZ *APIS MELLIFICA* L.

par

Jacques LECOMTE

Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette.

Dans ce travail, la constitution de la grappe, résultat de l'attraction mutuelle entre les ouvrières, est étudiée en fonction de certains facteurs. Le premier facteur étudié est le nombre des ouvrières. Dans une étude antérieure (LECOMTE, 1950) il avait été trouvé que le nombre d'individus nécessaires pour la formation de la grappe dans 100 p. 100 des cas était égal à 75.

Par la suite, un certain nombre d'observations me montrèrent la possibilité de formation de grappes par un nombre bien plus restreint d'abeilles, aussi me parut-il intéressant de reprendre cette étude de manière systématique.

Des groupes, composés d'une quantité variable d'individus, d'âge inconnu, mais toujours prélevés dans la ruche par la même méthode, furent déposés en état de narcose, dû au gaz carbonique, dans des caisses de bois d'un volume sensiblement égal à celui d'une ruche de type banal. La formation de la grappe fut alors étudiée, à la température de 25° et à l'obscurité, les observations étant faites à l'aide d'une lampe rouge de faible luminosité.

Par grappe, et par convention, je désigne un amas d'abeilles immobiles comprenant au moins 80 p. 100 des individus présents dans le local expérimental.

Le temps d'observation est de trois heures, laps de temps après lequel apparaissent chez les Abeilles ainsi maintenues en petit nombre, sans apport de nourriture, les premiers phénomènes pathologiques. Les résultats suivants ont été obtenus lors de dix-huit essais.

Nombre d'individus.	Nombre de cas où la grappe a été observée.
—	—
5	6/18
10	7
15	1
25	1
50	14
75	18

Les résultats ci-dessus montrent nettement que la formation de la grappe est plus facile pour les petits groupes, 5, 10, que pour des groupes moyens et qu'elle ne recommence à être possible que pour des groupes importants.

De même l'observation de deux individus déposés dans un local similaire permet de constater qu'ils restent très fréquemment en contact échangeant en particulier de la nourriture.

Cependant une analyse de la structure de ces groupes fait apparaître des différences considérables entre les grappes formées d'un petit nombre d'individus et les autres.

Dans les amas formés d'un petit nombre d'ouvrières, les individus ne sont pas accrochés les uns aux autres et restent très mobiles dans l'amas ; les chaînes d'Abeilles très caractéristiques des amas importants n'existent pas. Ces amas sont, de plus, très peu stables et se détruisent après avoir duré quelques minutes.

De plus, ces petits groupes ne semblent pas obéir aux taxies de l'essaim telles que les a décrites SENDLER ; il ne semble donc pas possible de les assimiler aux grappes formées par une cinquantaine d'individus et plus.

De toute manière, tout groupe d'Abeilles placé dans les conditions expérimentales décrites ci-dessus tend, dès son réveil, à passer de l'état dispersé à l'état groupé ; de petits amas se forment toujours, comprenant de deux à dix individus, ce sont ces petits amas qui se groupent pour former la grappe si elle doit avoir lieu.

Dans le cas contraire, il y a rapidement retour à la phase dispersée et grande agitation des Abeilles jusqu'à épuisement.

L'évolution d'un tel phénomène semble bien irréversible, et après l'avortement d'une grappe, suivi d'une phase de dispersion, il ne m'a jamais été possible, dans les conditions de l'expérience, d'observer l'apparition d'une nouvelle phase de groupement.

J'ai également étudié l'influence que peut avoir le volume du local expérimental sur le nombre d'individus nécessaire pour former la grappe.

J'ai effectué des essais avec des volumes de 1, 10, 20, 30, 40 et 50 dm³.

Les résultats concernant la fréquence de formation de la grappe sont négatifs, en ce sens qu'on ne peut dire, à nombre égal d'individus présents, qu'il se forme plus souvent des grappes dans des locaux de petit volume.

Par contre, le temps nécessaire pour former la grappe varie en fonction du volume : la grappe se forme bien plus rapidement dans les locaux de plus petite taille.

Enfin il est nécessaire d'attirer l'attention sur la nécessité d'écarter lors des expériences la moindre composante taxique, susceptible de fausser les résultats : la moindre stimulation sensorielle chimiotactique, optique ou autre peut amener les Abeilles à former un rassemblement qu'il faut se garder de confondre avec la grappe, résultat de l'attraction mutuelle.

En ce qui concerne le processus de fusion des premiers amas de 2 à 10 individus, il semble bien qu'il s'agisse d'un processus de captage par un amas privilégié de tous les amas environnants.

Ce processus, comme cela m'a été suggéré par G. LE MASNE, peut être assimilé à une taxie, l'amas privilégié se comportant comme une source de stimulation sensorielle, immuable et piégeant les autres amas, qui se dirigent d'ailleurs en ligne droite vers lui.

Summary.

In this work the formation of the swarm, the result of mutual attraction between the workers, is to be examined as a function of certain factors. In particular, the number of individual worker-bees necessary to form a swarm has been studied under experimental conditions. (In a dark wooden container equal to the volume of a normal bee-hive at the temperature of 25°.) When the number of bees is 75 or over the swarm is formed in a hundred cases out of a hundred. The probability of a swarm being formed decreases in equal proportion to the decrease in the number of insects. Nevertheless it is possible to observe small gatherings even with so few as 5 or 10 bees. These, however, do not show the characteristics of a genuine swarm. It is possible to establish this difference more exactly by a comparative study of the formation and behaviour of these gatherings and of the genuine swarm. Another point which has been studied is the significance of the volume of the experimental container. This factor does not seem to play an important part, as regards the frequency of the formation of the swarm. On the other hand, the time necessary for forming a swarm varies with the volume; it forms much more rapidly in a small space. The temperature within the physiological limits seems to play no important part. Finally the facilitating influence of certain "taxienartique" factors in the behaviour is evaluated. These factors, which have the same effect as mutual attraction, make it possible for swarms to be formed by a relatively limited number of insects.

Zusammenfassung.

In dieser Arbeit wird die Bildung der Schwarmtraube, das Resultat der gegenseitigen Anziehung unter den Arbeitern, als Funktion bestimmter Faktoren untersucht. Besondere Beachtung wurde der Anzahl der Arbeiter geschenkt, die notwendig ist, um eine Schwarmtraube unter experimentellen Bedingungen zu bilden. (In einem dunklen Holzkasten von dem Ausmaß eines gewöhnlichen Bienenstockes bei einer Temperatur von 25°.)

Wenn die Anzahl der Tiere 75 oder mehr beträgt, bildet sich die Traube mit 100 % Sicherheit. Die Wahrscheinlichkeit der Traubenbildung verringert sich mit abnehmender Individuenzahl gleichsinning. Jedoch ist es auch bei einer geringen Anzahl von 5-10 Tieren möglich, daß sich Ansammlungen bilden. Diese besitzen jedoch nicht den typischen Charakter der echten Schwarmtraube. Eine vergleichende Untersuchung der Bildung und des Verhaltens erlaubt diese Unterscheidung in exakter Weise zu treffen.

Des weiteren wurde die Bedeutung des zur Verfügung stehenden Raumes ermittelt. Dieser Faktor scheint keine Bedeutung für die Häufigkeit der Traubenbildung zu besitzen, dagegen verändert sich die für diesen Vorgang benötigte Zeit als Funktion des Volumens: Die Traube bildet sich schneller in kleinen Räumlichkeiten.

Die Temperatur scheint innerhalb der physiologischen Grenzen keine wichtige Rolle zu spielen.

Schließlich wird der fördernde Einfluß bestimmter taxienartiger Bestandteile des

Verhaltens in Betracht gezogen, die in demselben Sinne wie die gegenseitige Anziehung wirken und es ermöglichen, die Schwarmtraubenbildung bei einer relativ beschränkten Anzahl von Tieren zu beobachten.

BIBLIOGRAPHIE.

1950. LECOMTE (J.). — *Z. vergl. Physiol.*, Bd. **32**, 499-506.
1940. SENDLER (O.). — *Z. wiss. Zool.*, **153**, 29-82.
-

SUR L'ECTOFORMONE DES REINES D'ABEILLES

par

Janine PAIN

Station de Recherches apicoles, Bures-sur-Yvette (France).

On sait qu'une reine vivante attire les ouvrières d'Abeilles et qu'elle inhibe chez celles-ci le développement de leurs ovaires. Mais, en avril 1953, j'ai observé que des reines mortes attiraient tout autant les Abeilles d'une cagette, et leurs ovaires étaient également inhibés : non seulement des reines fraîchement tuées, mais aussi des reines en collection conservées depuis trois ans intéressent les Abeilles. Les ouvrières lèchent et mordent le corps de la reine morte. L'extension du proboscis est nettement visible lorsqu'elles se trouvent autour de celle-ci. Une substance est donc en cause que les Abeilles prélèvent sur le corps de la reine.

Cette ectohormone est donc une substance stable, mais c'est aussi une substance pratiquement insensible à la chaleur. En effet, une reine fraîchement tuée et une reine conservée en collection depuis quatre ans dont on a contrôlé les attractivités ont été soumises à deux autoclavages successifs à 120° pendant quarante minutes pour le premier et pendant une heure et demie pour le second. Malgré cela, les reines restent encore attractives.

Cette substance attractive semble être répartie sur toute la surface du corps de la reine, avec cependant une prédominance pour la tête. Nous avons pu le vérifier en présentant à des ouvrières la tête, le thorax et l'abdomen de reines attractives à quelques centimètres les uns des autres. Toutes les cinq minutes, pendant une heure et demie, nous avons pu observer le nombre des Abeilles intéressées par l'un ou l'autre de ces morceaux.

L'ectohormone n'agit que par voie buccale : l'odeur de la reine morte ne paraît pas en jeu : en effet, une reine morte attractive n'attire plus du tout les ouvrières dès qu'elles s'en trouvent séparées par une toile métallique qui les empêche de passer la trompe. Il faut par conséquent que l'ouvrière ait un contact immédiat avec l'épicuticule de la reine.

La forme de la reine perçue par voie visuelle ou tactile n'entre pas non plus en ligne de compte : en effet, une reine fraîchement tuée et hachée menu peut être présentée aux ouvrières : elle leur produit autant d'effet qu'une reine entière. Il en est de même du cadavre d'une vieille reine desséchée depuis trois ans présenté aux ouvrières dans un sachet de soie à mailles fines. Les ouvrières s'assemblent autour de celui-ci de la même

façon qu'autour d'un cadavre intact. D'autre part, un fragment de moelle de sureau imbibé d'ectohormone attire les ouvrières aussi fortement que la reine elle-même.

L'ectohormone semble, jusqu'à plus ample informé, strictement spécifique. Nous avons présenté aux ouvrières les cadavres desséchés de différentes andrènes, de bombus, de deux xylocopes et d'une scolie tropicales. Aucun de ces insectes n'intéresse les ouvrières. Il est vrai que nous avons utilisé ici des ouvrières adultes. Les jeunes Abeilles semblent mieux réagir à ce test que des Abeilles plus âgées.

On peut extraire l'ectohormone des reines d'Abeilles par le CHCl_3 . Des fragments de moelle de sureau imbibés de ces solutions attirent les ouvrières aussi fortement que la dépouille royale. Cette méthode nous a permis d'établir le dosage biologique de cette substance. Des reines mortes fécondées sont épuisées par 1 cm³ de chloroforme toutes les deux heures pendant vingt-quatre heures jusqu'à ce qu'elles ne soient plus attractives, puis les extraits des reines concentrés. A partir de ces extraits, on effectue les dilutions. On pose que 1 cm³ d'extrait est égal à l'unité. Pour des raisons de commodité, les solutions mères ont été ramenées au tiers ou à la moitié. J'ai testé quatre reines fécondes, l'une restait attractive jusqu'à la dilution 1/96, la seconde jusqu'à 1/64, la troisième 1/128, la dernière ne l'était

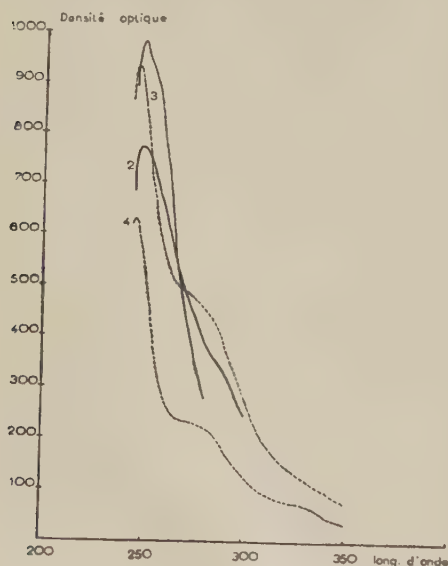


Fig. 1.

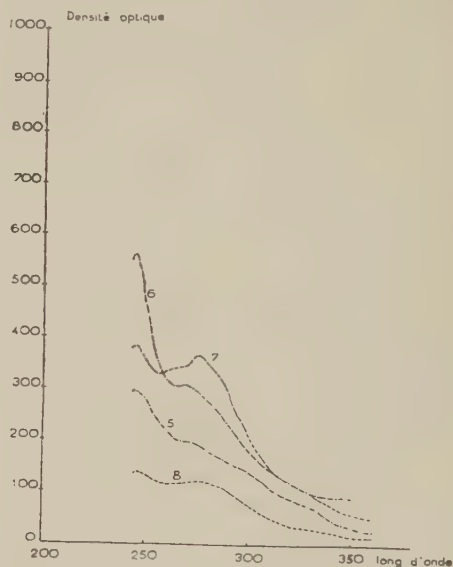


Fig. 2.

pas. Il y a donc de grandes différences entre reines en ce qui concerne l'attractivité qu'elles exercent sur leurs ouvrières.

L'ectohormone en solution dans l'éther donne un spectre dans l'ultra-violet. Des solutions chloroformiques d'ouvrières reprises par l'éther ont été également analysées. D'après les résultats obtenus (fig. 1 et 2), on observe

d'une part une courbe en cloche nettement caractéristique de l'extrait de reine, avec un maximum d'absorption vers 248 $m\mu$; d'autre part, une autre caractéristique de l'ouvrière de même forme avec un maximum d'absorption à 245 $m\mu$, mais présentant un palier vers 275 $m\mu$. On a pu mettre en évidence que la courbe d'une vieille reine desséchée, de même celle d'une reine attractive mais appauvrie par un léchage de huit jours par les ouvrières présentent un palier qui caractérise les courbes des ouvrières avec un maximum également vers 245 $m\mu$ et un palier vers 270 $m\mu$. D'après la forme des courbes, il se peut qu'on soit en présence d'une même substance, mais jusqu'à présent on ne peut faire que des hypothèses.

L'attractivité de la reine ne paraît pas en rapport avec son état génital, puisque des extraits chloroformiques d'ovaires de reines vierges et fécondes ne se sont pas révélés attractifs pour les ouvrières, et que, d'autre part, j'ai déjà montré que le cadavre d'une reine vierge attirait tout autant que celui d'une reine féconde.

On se trouve donc en présence d'une substance de stérilité sécrétée par les glandes tégumentaires de la reine. Cette substance est stable, non volatile, thermostable, soluble dans le chloroforme (ainsi que dans l'acétone et l'éthanol, d'après DE GROOT). Il semble qu'elle soit spécifique, elle n'apparaîtrait que chez l'imago et serait présente à la fois chez les reines vierges et fécondes. Quant à sa nature chimique, il est possible qu'il s'agisse soit des stérols ou des cires ou paraffines qui imprègnent l'épicuticule.

Summary.

It is well-known that a living queen bee attracts the workers and that she prevents their ovaries from developing. But in April 1953 I observed a dead queen bee attracting the workers and their ovaries were affected in the same way.

This "ectohormone" is practically insensitive to heat. Two successive autoclavages, one of 120° to 40 minutes and a second of over an hour, were not enough to suppress the attraction which the dead queen bee had for the workers. The substance is proved to be very stable, as dead queen bees, which had been three years in a collection, have been used with success. It is soluble in chloroform, equally so in acetone and ethanol. It is therefore probably one of the waxes or paraffins which impregnate the epicuticle. The location of the ectohormone has been established. The substance seems to be distributed all over the body surface, but it is most predominant on the head. The ectohormone seems to be effective only through the mouth. Its effect was only noticeable when the female workers were able to touch the dead queen, or a piece of elderberry marrow soaked in the hormone extract, with the proboscis. Neither the form nor the smell of the queen plays any part in this stunting effect on the female workers. As far as can be established, the ectohormone seems to be strictly specific. From 4 queen bees tested the results were very different as regards the power of attraction they had on the workers. Spectographic tests of the solubility in either of the queens, workers, and the "mother of drones" showed distinct differences between the queen and the female worker, while the "drone mother" occupied a middle position. The ectohormone may be present in a strongly diluted form in the egg-laying workers. It is highly probable that the ectohormone is identical with the "Queen-substance" of Butler, which prevented the construction of royal cells.

Zusammenfassung.

Lebende Bienenköniginnen ziehen die Arbeiterinnen an und verhindern die Entwicklung von deren Ovarien. Es konnte nun beobachtet werden, daß eine tote Königin die Arbeiter in gleicher Weise anzieht und deren Ovarien hemmt.

Dieses Ektohormon ist gegen Wärme praktisch unempfindlich, denn eine zweimalige Autoklavenbehandlung bei 120° zerstörte die Anziehungskraft nicht. Es konnten auch mit vollem Erfolg 3 Jahre lang in einer Sammlung befindliche Königinnen verwandt werden, was die Stabilität des Ektohormones beweist. Es ist in Chloroform, und ebenso in Alkohol und Aceton löslich. Es handelt sich deshalb wahrscheinlich um ein Wachs oder Paraffin der Epikutikula.

Der Sitz des Ektohormones wurde ermittelt. Die Substanz scheint mit Bevorzugung des Kopfes über die ganze Oberfläche des Körpers verteilt zu sein.

Das Ektohormon scheint nur auf dem Weg über den Mund zu wirken, da nur wenn die Arbeiterinnen die tote Königin oder ein mit Hormonexakt getränktes Stückchen Holundermak mit dem Rüssel berühren können, die typische Wirkung eintritt. Die Wahrnehmung der Gestalt oder des Duftes der Königin ist nicht nötig zur Entfaltung der Hemmwirkung bei den Arbeiterinnen. Allem Anschein nach wirkt das Ektohormon streng spezifisch. Unter 4 Königinnen ergaben sich hinsichtlich der Anziehungskraft auf die Arbeiter große Unterschiede. Spektrographische Untersuchungen der Ätherlösungen von Königinnen, Arbeiterinnen und "Drohenmütterchen" zeigten, deutliche Unterschiede zwischen den Königinnen und Arbeiterinnen auf, während die "Drohenmütterchen" eine Mittelstellung einnahmen. Das Ektohormon dürfte sich in stark verdünntem Zustand bei den eierlegenden Arbeiterinnen finden. Es ist sehr wahrscheinlich, daß das Ektohormon mit der "Queen-Substance" von Butler identisch ist, welche den Bau von Weiselwiegen verhindert.

DISCUSSION

Dr. STUMPER. — Je me permets de féliciter chaleureusement M^{lle} PAIN pour ses intéressantes et importantes recherches sur l'ectohormone des reines d'Abeilles. On peut rattacher cette ectohormone à celle qui doit aussi exister chez les reines de Fourmis qui exercent une attraction marquée sur les ouvrières. Les scènes de léchage que l'on observe si souvent en sont la preuve. Le rôle de ces ectohormones est multiple, d'un côté elles constituent certainement l'un des facteurs, d'ordre chimique, de la vie sociale (interattraction), et d'un autre côté elles facilitent l'adoption des femelles étrangères dans les fourmilières étrangères. La myrmécobiose nous semble reposer pour une large part sur ces exsudations cutanées. Il sera intéressant d'étendre les belles recherches de M^{lle} PAIN aux Fourmis, et je me permets d'engager la conférencière à poursuivre ses travaux dans cette voie.

D'autre part, je voudrais demander à M^{lle} PAIN si elle n'a pas encore essayé d'obtenir quelques précisions sur la nature chimique de l'ectohormone en question en se servant de l'analyse chromatographique, tout en utilisant le pouvoir sélectif des différents solvants?

Dr. KARLSON. — Welche Gewichtsmengen an aktiver Substanz kann man gewinnen, welche Mengen hatten Sie zur Verfügung und wieviel kann man noch im Test nachweisen?

M^{lle} PAIN. — Wir haben nur unwägbare Mengen des Stoffes in der Hand gehabt, die nur durch den Test nachweisbar waren.

UBER DIE ERNÄHRUNG DER ARBEITERMADE VON *APIS MELLIFICA* L., INSBESONDERE IN DER ALTERSPERIODE (1)

von

Werner v. RHEIN

Geisenheim am Rhein (Deutschland).

Die Honigbiene ist von allen Apiden die einzige, welche in einer Volksgemeinschaft überwintert. Sie verdankt diese Fähigkeit ihrer großen Individuenzahl, dem Ergebnis sowohl der erstaunlichen Eierlegeleistung der Königin als auch der Fähigkeit der Brutammen, eine entsprechende Zahl von Maden aufzuziehen.

Diese erhalten bekanntlich in der Jugend reinen Futtersaft, das Sekret der Pharynxdrüsen ihrer Pflegerinnen, im Alter ein Gemisch von Pollen, Nektar (oder Honig und Wasser) und Futtersaft, welches ich kurz als "Mischfutter" bezeichnet habe (v. RHEIN, 1933). Der Futterwechsel erfolgt nach der 4. Häutung, wenn die Maden 3-3 1/2 Tage alt sind und ein Gewicht von etwa 35 mg (im Mittel) erreicht haben. Er bewirkt eine wesentliche Veränderung ihrer Nähr- und Wirkstoffversorgung. Denn das Mischfutter ist viel ärmer an Eiweiß, Fett und Mineralstoffen als der Futtersaft, dagegen viel reicher an Kohlehydraten (VON PLANTA, 1888; HAYDAK, 1949); außerdem ist sein Gehalt an Wirkstoffen erheblich geringer, vor allem derjenige an Pantothensäure, weil der Pollen nicht so wirkstoffreich ist, daß er den Wirkstoffausfall, welcher durch die Herabsetzung der Futtersaftgaben verursacht wird, ausgleichen könnte.

TABELLE I

DER VITAMINGEHALT DES ARBEITERFUTTERSFTES
IN γ/g TROCKENSUBSTANZ (NACH Haydak UND Vivino, 1950).

ALTER DER MADEN.	THIAMIN.	RIBOFLAVIN.	NIKOTIN- SÄUREAMID.	PANTOTHEN- SÄURE.
1-2 Tage.	4.9	44.1	377	554
3-5 Tage.	3.4	30.8	148	57

Leider liegen keine Angaben über die Höhe des Biotingehaltes vor.

In dieser Arbeit soll in erster Linie über Versuche berichtet werden, deren Ergebnisse über die noch recht unzulänglich bekannte Zusammensetzung des Mischfutters Aufschluß geben. Was wir bis jetzt darüber wissen, ist etwa folgendes :

(1) „Durchgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.“

Wie bereits RÖSCH (1925) beobachtete, mischen die Brutammen den Honig und Pollen, welchen sie den Zellen entnommen haben, in der Honigblase. Da RÖSCH der Meinung war, daß die Fütterung der alten Brut fast ausschließlich von jungen 3-5 Tage alten Bienen vorgenommen wird, und da die Pharynxdrüsen bei diesen noch nicht oder nur schwach sekretionsfähig sind, konnte er die Frage, ob die alte Brut auch Futtersaft erhält, nicht klar entscheiden. Daß er dem Mischfutter tatsächlich zugesetzt wird, dürfte aber aus neueren Beobachtungen, nämlich denjenigen von LINDAUER (1952) und SAKAGAMI (1953), zu schließen sein; denn diese ergaben, daß sich das von RÖSCH aufgestellte starre Schema der Arbeitsteilung, nach welchem 3-5 Tage alte Bienen nur alte, 6-13 Tage alte Bienen nur junge Larven füttern, nicht aufrecht erhalten läßt, daß die älteren Larven von Brutammen *jeder* Altersklasse gefüttert werden.

Mit den Vorarbeiten meiner Untersuchungen begann ich bereits im Jahre 1931, indem ich ältere Maden mit einem Gemisch von Pollen, Honig und Aqua destillata im Verhältnis 3 : 20 : 65 aufzuziehen versuchte. Dieses Verhältnis wählte ich aus Geratewohl in der Überzeugung, daß die Bienenes damit nicht sehr genau nehmen und daß das Gedeihen der Brut auf die Schwankungen der Mischfutterzusammensetzung und dementsprechend auf diejenigen seines Nähr- und Wirkstoffgehaltes eingestellt ist. Solche ergeben sich auch durch die bedeutenden Unterschiede des Nähr- und Wirkstoffgehaltes der Pollenarten, welche die Natur den Bienen im Verlaufe der Vegetationsperiode bietet (MAURIZIO, 1954; КОЧ, 1954). — Den Pollen setzte ich dem Futtergemisch in einer so großen Menge zu, daß es dem natürlichen Mischfutter in der Intensität der Farbe etwa gleichkam und sich im Verlauf der Fütterung kein stärkerer Pollensatz in den Zellen bildete.

Schon v. PLANTA (1888) fiel es auf, daß die im Mischfutter enthaltenen Pollenkörner größtenteils leer sind. Demnach scheint es, daß ihr Inhalt auf dem Wege einer Vorverdauung herausgelöst wird. Ich habe den Maden die Verwertung des in Form von Bienenbrot gereichten Pollens dadurch zu erleichtern versucht, daß ich ihnen durch Zenreiben der Pollenkörner im Mörser deren Inhaltsstoffe besser zugänglich machte.

Die für den Versuch benutzten Maden hatten ein Gewicht von 30-48 mg, also etwa dasjenige, welches sie normalerweise zur Zeit des Futterwechsels besitzen. Sie wuchsen ganz normal heran. Die schwersten von ihnen erreichten innerhalb von 2 Tagen ein Gewicht von 137, 149, 183, 195 und 214 mg (normales Reifegewicht : 158 mg). Aber sie gingen sämtlich vor der Verpuppung zugrunde (v. RHEIN, 1933). Aus diesem Ergebnis zog ich den Schluß, daß der *Futtersaft eine unentbehrliche Komponente des Mischfutters* ist, daß er Stoffe enthält, welche den Madenorganismus erst durch eine richtige Steuerung des Stoffwechsels zur Metamorphose befähigen.

Es stellt sich nun die wichtige Frage nach der *Qualität des Futtersaftes*, welchen die Brutammen dem Mischfutter zusetzen.

Bisher unterschied ich, entsprechend ihrem Einfluß auf das Wachstum, die Determination und die Metamorphose der Maden, drei Futtersaftarten (v. RHEIN, 1933) : 1. den Arbeiterfuttersaft ; 2. den Königinjungmaden-Futtersaft ; 3. den Königinaltmaden-Futtersaft.

Der Arbeiterfuttersaft, d.h. jener, den die Maden der Arbeitsbienen bis zum Futterwechsel erhalten, ist zu ihrer totalen Aufzucht ungeeignet. Bei den ersten Versuchen (v. RHEIN, 1933), erreichten zwar fünf ausschließlich mit ihm ernährte Maden das normale Reifegewicht, aber keine von ihnen verpuppte sich vollkommen. Nur eine entwickelte sich zu einer kurzlebigen Madenpuppe, jener Zwischenform von Made und Puppe, welche auch bei manchen anderen Insektenarten, z.B. Hymenopteren, bei Entwicklungsstörungen entstehen können (ΠΕΡΦΟ, 1950). Bei diesen ist die Häutung des Abdomen unterblieben ; die Körperanhänge (Beine, Fühler, Rüssel) sind mehr oder weniger unentwickelt geblieben. Bisweilen schreitet die Entwicklung noch etwas weiter fort ; so können z.B. die

Facettenaugen bis zum Dunkellila pigmentiert werden, ja, es können sich sogar die Ovarien fast imaginal entwickeln, aber es entsteht keine vollkommene, lebensfähige Imago.

Im Jahre 1949 wiederholte ich diesen Versuch mit zehn Maden (mittleres Gewicht : 21.6 mg). Vier von ihnen wuchsen anormal schnell heran und erreichten Gewichte von 181-226 mg, aber auch diese starben als Rundmaden vor dem Spinnen ab, ausgenommen die schwerste, welche sich in eine Madenpuppe verwandelte.

Demnach hat diese Futtersaftart, wenn sie anstelle des Mischfutters in der Altersperiode der Made verfüttert wird, keine wachstumhemmende Wirkung, aber sie verhindert die Metamorphose. Daß sie, über ein Madenalter von etwa 2 1/2 Tagen hinaus gereicht, potenzieneinschränkend wirkt, d.h. die Determination zur Königin unmöglich macht, wird von ZANDER (1949) nachdrücklich betont. Deswegen verwenden die Imker zu dem in der Königinzucht üblichen Umlarven nur 1-1 1/2 Tage alte Maden.

Zur Annahme eines spezifischen, vom Arbeiterfuttersaft abweichenden *Königinjungmaden-Futtersaftes* kam ich auf folgende Art :

Um den Zeitpunkt des Beginnes der Determination zur Königin zu ermitteln und deren Fortschreiten zu studieren, hatte ich seinerzeit 26 dem Bienenstock entnommene Königinmaden von 16-146 mg Gewicht mit Arbeiterfutter aufgezogen mit dem Ergebnis, daß die Determination bei einem Madengewicht von etwa 21 mg einsetzt und bei einem Gewicht von etwa 150 mg, d.h. wenn die Made etwa 2/3 ihres Endgewichtes erreicht hat, im wesentlichen abgeschlossen ist (VON RHEIN, 1933). Obgleich aus Königinmaden von unter 21 mg Gewicht Arbeiterinnen entstanden waren, von einer Potenzeinschränkung also nicht die Rede sein konnte, waren mir Zweifel aufgetaucht, ob ihre Reaktionsfähigkeit die gleiche sei wie diejenige junger, bipotenter Arbeitermaden. Um dies zu entscheiden, fütterte ich *beide* Madenarten mit Futtersaft aus Königinzellen, deren Insassen wesentlich *über* 21 mg gewogen hatten, also mit *Königinaltmaden-Futtersaft*.

Bei den Versuchen mit jungen *Arbeitermaden*, mit denen ich meine Bemühungen, das Problem der Kastenentstehung zu lösen, begann (VON RHEIN, 1933), benutzte ich 8-10 mg schwere Larven. Es war für mich außerordentlich überraschend, daß anstatt der erwarteten Königinnen entweder Puppen und Imagines mit allen Merkmalen von Arbeiterinnen entstanden oder solche vom Arbeiterhabitus, aber mit vergrößerten Ovarien und mehr oder weniger entfalteten Samenblasen. Jedoch ging die Zahl der Eiröhren je Ovar in keinem Falle über 131 mg hinaus, d.h. jene Zahl, welche nach ZANDER, LÖSCHEL und MEIER (1916) bei der 5-5 1/2 Tage alten Arbeitermade noch nachzuweisen ist, während der Metamorphose aber auf etwa sechs im Mittel reduziert wird. Es handelte sich also nicht um den Beginn einer Determination zur Königin, denn diese besitzt im Mittel etwa 160 Eiröhren, sondern lediglich um eine Verhinderung der Rückbildung der Ovarien.

Um junge *Königinmaden* auf ihr Reaktionsvermögen zu prüfen,

übertrag ich, wie ich in einer späteren Veröffentlichung noch ausführlicher schildern werde, Maden von weniger als 20 mg Gewicht zwecks Aufzucht im Brutschrank in ältere Weiselzellen, in welchen die Bienen reichlich Futtersaft abgelagert hatten. Die neun Puppen, welche ich erhielt, erwiesen sich sämtlich als weitgehend determiniert. Selbst eine Puppe, deren Larve bei der Übertragung nur 9 mg gewogen hatte, besaß große Eierstöcke (Mittel : 163 Eiröhren), eine gut entwickelte Samenblase, ja sogar gezahnte Mandibeln, welche ich als eines der besonders typischen Determinationsmerkmale bezeichnet habe (VON RHEIN, 1933).

Diese Ergebnisse sind nur verständlich, wenn man annimmt, daß die junge Königinmade einen Futtersaft von anderer Qualität erhält als die junge Arbeitermade, nämlich einen zur Einleitung der Determination geeigneten. Wäre er mit dem Königinaltmaden-Futtersaft identisch, so hätten aus den mit letzterem ernährten jungen Arbeitermaden Königinnen hervorgehen müssen. Dies geschah aber in keinem einzigen Falle !

Daß der Königinjungmaden-Futtersaft sich von den beiden anderen Futtersaftarten unterscheidet, bewiesen außerdem Fütterungsversuche, bei welchen ich eine Anzahl von Arbeitermaden von etwa 10 mg Gewicht mit Königinjungmaden-Futtersaft aufzuziehen versuchte. Schlechtes Wachstum und eine zunehmende Braunfärbung des Madenkörpers, offenbar eine Folge von Fettkörperabbau, waren die deutlichen Zeichen für die Stoffwechselstörungen, welche diese Fütterungsweise hervorrief, und zwar meistens bereits, bevor das Durchschnittsgewicht von Arbeitermaden zur Zeit des Futterwechsels (35 mg) erreicht wurde. Die größte von ihnen wog nur 74 mg, als sie starb (VON RHEIN, 1933). Auch diese Erscheinungen sprechen also durchaus gegen eine Identität des Königinjungmaden-Futtersaftes mit dem Arbeiterfuttersaft einerseits, mit dem Königinaltmaden-Futtersaft andererseits.

Die physiologischen Wirkungen der Futtersaftarten sind demnach, kurz zusammengefaßt, folgende :

1. Der Arbeiterfuttersaft determiniert die Made zur Arbeiterin. Wird er über die Jugendperiode hinaus anstelle des Mischfutters verfüttert, ist zwar ein normales Wachstum, aber keine Metamorphose möglich.

2. Der Königinjungmaden-Futtersaft praedeterminiert die junge Made zur Königin. Über die Norm (20 mg Madengewicht) hinaus gereicht, führt er zu einem frühzeitigen Absterben der Maden. Seine Wirkung auf die Verwandlungsfähigkeit der Made konnte deshalb nicht ergründet werden, weil keine der Maden das zur Verpuppung erforderliche Mindestgewicht von etwa 100 mg erreichte.

3. Der Königinaltmaden-Futtersaft determiniert die Made zur Königin unter der Voraussetzung, daß eine Praedetermination vorausgegangen ist. Er begünstigt das Wachstum und die Metamorphose.

Aus dieser Wirkungsweise der Futtersaftarten schloß ich, daß der Königinaltmaden-Futtersaft gut, daß der Arbeiterfuttersaft schlecht als Mischfutterzusatz geeignet sein würde. Von der Eignung des Königinjungmaden-Futtersaftes konnte ich mir aus den angegebenen Gründen

kein rechtes Bild machen. Jedoch neigte ich zu der Vermutung, daß er als Zusatz noch unbrauchbarer sein würde als der Arbeiterfuttersaft.

Für die Versuche zur Lösung des Problemes, welche ich in den Jahren 1953 und 1954 im Thermostaten durchführte, verwendete ich Arbeitermaden, welche im Bienenstock noch kein Mischfutter erhalten hatten. Über die *Futtermischungen*, welche in den vier Versuchsgruppen Verwendung fanden, gibt folgende Tabelle Aufschluß :

TABELLE II

GRUPPE. Nr.	FUTTERSaft.		POLLEN.	HONIG.	AQUA DEST.
	Art.	Menge.			
		%			
1 a	Arbeiterfuttersaft.	10	3	20	67
1 b	» »	20	3	20	57
2 a	Königinjungmaden-Futtersaft.	10	3	20	67
2 b	» »	20	3	20	57
3 a	Königinaltmaden-Futtersaft.	10	3	20	67
3 b	» »	20	3	20	57
4 a	» »	20		20	60
4 b	» »	30		20	50

Die Versuchsergebnisse sind aus folgender Aufstellung ersichtlich :

TABELLE III

GRUPPE. Nr.	VERWENDETE Maden.		MADEN VON ÜBER 100 mg Endgewicht.			PUPPEN.		MADEN PUPPEN Zahl.
	Zahl.	Gewicht, mg. (Mittel.)	Zahl.	%	Gewicht, mg. (Mittel.)	Zahl.	%	
1 a	20	34.5	7	35.0	169.9	—		2
1 b	20	36.3	4	20.0	145.5	—		3
2 a	12	39.1	5	41.7	172.0	2	16.7	1
2 b	12	38.2	3	25.0	164.3	2	16.7	—
3 a	10	34.1	7	70.0	147.1	3	30.0	2
3 b	30	38.7	11	38.7	158.4	8	26.7	—
4 a	10	37.6	—			—		3
4 b	10	40.2	2	20.0	167.0	1	10.0	1

Wie diese Aufstellung zeigt, führte, meiner Erwartung entsprechend, ein Zusatz von Königinaltmaden-Futtersaft (Gr. 3 a u. b) zu den besten Ergebnissen, während nach Verwendung von Arbeiterfuttersaft keine Verpuppung zustande kam, obgleich fünf Maden ein übernormales Gewicht von 168-192 mg erreicht hatten (Gr. 1 a u. b).

Ein unerwartetes Ereignis war die Verpuppung einiger Maden, welche mit einem Zusatz von Königinjungmaden-Futtersaft gefüttert worden waren (Gr. 2 a u. b). Ich hatte seinerzeit (VON RHEIN, 1951) die Hypothese aufgestellt, daß mit dem Futtersaft an die Maden Inkrete der Brutammen abgegeben würden, welche die Art der Ausprägung der weiblichen Formen bestimmten, und zwar in der Weise, daß die Maden durch größere Inkretmengen zu Königinnen, durch kleinere zu Arbeiterinnen determiniert würden. Dementsprechend nahm ich an, daß der Königinjungmaden-Futtersaft einen höheren Gehalt an Corpora allata-Hormon aufwies und deshalb, über die Jugendperiode hinaus verfüttert, noch metamorphosehemmender wirken würde als der Arbeiterfuttersaft. Die vollkommene Verwandlung von vier mit dieser Futtersaftart zusätzlich ernährten Maden zeigt nun, daß jene Hypothese zur Erklärung der offenbar recht komplizierten Vorgänge nicht ausreicht.

Nichtsdestoweniger halte ich es immer noch für wahrscheinlich, daß Inkrete der Brutammen an der Steuerung der Entwicklungsvorgänge im Larvenorganismus beteiligt sind. Hierfür spricht offenbar der von mir geführte experimentelle Nachweis, daß die Bienenmaden, obgleich sie, auf eine Ernährung mit Pollen und Honig beschränkt, das normale Reifegewicht erreichen, ja sogar überschreiten können, zu keiner Weiterentwicklung fähig sind, daß ein Zusatz von Futtersaft zum Mischfutter, sei es auch nur in einer ganz geringen Menge, die Voraussetzung für eine Verwandlung ist. Der Futtersaft muß also Stoffe oder einen Stoff enthalten, welcher die Metamorphose fördert. Vielleicht ist es das Prothoraxhormon! Die auffallend geringe Ausbildung, welche die Prothoraxdrüse der Arbeitermade in den beiden letzten Entwicklungsstadien, im Gegensatz zur Königinmade, zeigt (LUKOSCHUS, 1952), weist auf die Möglichkeit hin, daß die von ihr gelieferten Hormonmengen unzulänglich sind, daß die Made auf eine zusätzliche Versorgung mit imaginalem Hormon angewiesen ist.

Alle aus den Mischfuttermitteln hervorgegangenen Puppen waren, nach den morphologischen und anatomischen Befunden, normale Arbeiterpuppen mit Ausnahme einer Puppe der Gruppe 3 a, welche vergrößerte Ovarien (Mittel: 74 Eiröhren) besaß. Da sich diese Puppe aus einer anormal schweren Made (238 mg) entwickelt hatte, überrascht dieser Befund aber nicht; denn auch einige der Riesenarbeiterinnen, welche ich in früheren Versuchen durch Mästung von Arbeitermaden mit normalem Mischfutter erhielt, wiesen stark vergrößerte Ovarien (bis zu 119 Eiröhren) auf (V. RHEIN, 1933). Offenbar handelt es sich hier um eine kumulative Wirkung von Stoffen, welche der Reduzierung der Eiröhrenzahl entgegenwirken.

Daß der Pollen keine determinative Bedeutung hat, zeigt die Entstehung einer Arbeiterpuppe aus einer ohne Pollen aufgezogenen Made (Gr. 4 b). Dies Ergebnis überrascht nicht; denn die Versuche von HIMMER (1927), HAYDAK (1943) und BUCHNER (1953) bewiesen ja, daß ein Bienenvolk auch nach völligem Pollenentzug noch eine Zeit lang, und zwar offenbar

bis zur Erschöpfung der körpereigenen Nähr- und Wirkstoffreserven der Brutammen, instande ist, Maden zu Arbeiterinnen zu entwickeln. In einem solchen abnormen, eine Ernährung mit Mischfutter ausschließenden Falle geben sie den Maden aber, wie wir auf Grund meiner Versuchsergebnisse annehmen müssen, sicherlich keinen Arbeiter- sondern Königinaltmaden-Futtersaft.

Die erfolgreiche Verwendung des letzteren für die Mischfutterbereitung dürfte zu der Auffassung berechtigen, daß es nur *eine* Art von Altmaden-futtersaft gibt. Seine Unterscheidung vom Königinjungmaden-Futtersaft ist aber, obgleich dieser, dem Mischfutter zugesetzt, die Metamorphose ebenfalls begünstigt, auch fernerhin begründet, weil eine Determination der jungen Made zur Königin nur durch eine aufeinander folgende Wirkung *beider* Futtersaftarten zustande kommt.

Zum Schluß möchte ich die Frage nach der biologischen Bedeutung des Futterwechsels beantworten. Sie liegt vor allem darin, daß die Made, nachdem sie durch den Arbeiterjungmaden-Futtersaft zur Arbeiterin determiniert worden ist, durch den Übergang zur Ernährung mit Altmadenfuttersaft *zur Verpuppung befähigt* wird. Bei *beiden* Madenarten, der Arbeiter- und der Königinmade, erfährt also der Futtersaft am Schluß der Jugendperiode eine Änderung seiner Qualität. Zu diesem Zeitpunkt ist aber, wie ich zur Kennzeichnung des Unterschiedes in den Entwicklungsvorgängen hervorheben möchte, die Königinmade erst praedeterminiert, während die Determination der Arbeitermade bereits abgeschlossen ist.

Die zusätzliche Fütterung mit Pollen und Honig hat zwar, wie ich nachwies, keine determinative Bedeutung, aber sie dient einem anderen überaus wichtigen Zweck, nämlich zur *Einsparung von Futtersaft*. Es darf wohl als sicher gelten, daß die Brutammen außerstande wären, so große Mengen von Futtersaft zu produzieren, daß mit ihm die der Legeleistung der Königin entsprechende große Zahl von Maden ausschließlich aufgezogen werden könnte. Durch Fütterungsversuche, bei welchen ich die von den Maden aufgenommenen Futtersaftmengen zu ihrer Gewichtszunahme in Beziehung setzte, stellte ich fest, daß die Bienenmade bis zum Futterwechsel, also bis zur Erreichung eines Gewichtes von 35 mg, etwa 50 mg Futtersaft benötigt. Bei ihrer totalen Aufzucht mit diesem Sekret wäre mehr als das 3 fache erforderlich, also eine Menge, welche das Sekretionsvermögen der Pharynxdrüsen sicher weit übersteigen würde. Deshalb müssen wir die Heranziehung von Pollen und Honig zu Larvenfütterung, welche ich unter Hinweis auf die Bruternährung der solitären Bienen als ein Festhalten an einer phylogenetisch bedingten primitiven Fütterungsweise bezeichnet habe, als die unerläßliche Voraussetzung für die Erzeugung jener großen Bienenzahl betrachten, welche die Überwinterung des Bienenvolkes in den kälteren Klimaregionen ermöglicht (VON RHEIN, 1933).

ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

Verf. sucht in dieser Arbeit experimentell zu klären, wie die Bienen das Mischfutter zusammensetzen, mit welchem sie die Arbeitermaden in der Altersperiode füttern.

Nachdem es sich in früheren Versuchen ergeben hatte, daß bei einer Fütterung lediglich mit Pollen + Honig + Aqua dest. keine Verpuppung zustande kommt, ein Futtersaftzusatz demnach unerlässlich ist, verwendete Verf. bei seinen Brutschrankversuchen die drei von ihm, nachgewiesenen Futtersaftarten : 1.) den Arbeiterfuttersaft, 2.) den Königinjungmaden-Futtersaft, 3.) den Königinaltmaden-Futtersaft. Der Erwartung entsprechend, wurde die Metamorphose durch 3.) am stärksten gefördert, dagegen durch 1.) verhindert. Die Verpuppung einiger mit 2.) gefütterten Maden war ein unerwartetes Ergebnis.

Verf. weist nach, daß die biologische Bedeutung des Futterwechsels des Überganges zur Mischfutterernährung, vor allem in der Änderung der Futtersaftqualität liegt, weil diese erst die Metamorphose ermöglicht, ferner, daß die Mitverwendung von Pollen und Honig keine determinative Bedeutung hat, vielmehr dem ebenfalls wichtigen Zwecke dient, unter Einsparung von Futtersaft alle Maden auf ein Gewicht zu bringen, bei welchem sie verwandlungsfähig sind.

Summary.

The bee-larvae, in their early state, are fed, with pure jelly till they weigh approx. 35 mg. This is, as to its quality, not identical with the jelly for the queen-larvae. Yet with the jelly for queen-young-larvae, which serves to predetermine the female larva for a queen (v. RHEIN, 1951), it has in common, that it is only good for the larva in its early state. By this characteristic it differs from the jelly for the queen-old-larvae, by which the predetermined larvae are determined queens; by means of this latter very young worker-larvae can be bred in thermostates. The results are, however, since those are not predetermined, either normal workers or medium forms with more or less enlarged ovaries and spermatoc vessels (v. RHEIN, 1933). This observation proves, that, for determining the larva for a worker, no pure pollen is necessary.

This pollen is found, as it is well known, aside honey, in the "mixed food", which is received by the bee-larvae from their hatching-nurses in their later state. That this food also contains jelly was already supposed by Rösch (1925). I was able to proof this thesis by way of experiment. I began to feed larvae after their early stage with a mixture of pollen, honey, aqua dest. in relation 3 : 20 : 65. Although the larvae grew normally and even reached a weight of 214 mg (norm: approx. 158 mg), they all died before excrementing (v. RHEIN, 1933). During the years 1953 and 1954 I was able to solve this problem by adding to the just mentioned mixture in different test-groups 100 and 200 mg jelly for worker-young-larvae, jelly for queen-young-larvae and jelly for queen-old-larvae; the addition of water was decreased, corresponding to the used quantity of jelly, to 670 respectively to 570 mg. The result was as follows:

Table (see German text).

Thus we can conclude, that the jelly is the most suitable as additional food, for queen-old-larvae while the jelly is not suitable at all for worker-young-larvae.

The chrysalis, arising from this experiment, were, judged from the morphology and anatomic point of view, normal chrysalis of workers, except one chrysalis originated from a particular heavy larva (238 mg), which showed enlarged ovaries (74 ovaries in the average).

Résumé.

Les larves des Abeilles reçoivent une alimentation particulière jusqu'à ce qu'elles atteignent un poids de 35 mg environ. La gelée qui sert de base à cette alimentation n'est pas qualitativement identique à la gelée royale; le seul caractère commun à ces deux substances est de ne convenir qu'aux très jeunes larves. Ce caractère les sépare de la gelée servie aux vieilles larves de reines grâce à laquelle les larves prédéterminées achèvent leur détermination : cette gelée, en effet, peut permettre d'élever complètement de jeunes larves d'ouvrières dans un thermostat. Comme ces larves n'ont pas été prédéterminées, on obtient soit des ouvrières normales, soit des formes intermédiaires, avec ovaires et vésicules séminales plus ou moins hypertrophiés (VON RHEIN, 1933). Cette observation prouve que le pollen à l'état brut n'est pas indispensable à la détermination d'une larve ouvrière ; pourtant on en trouve dans le miel et dans la nourriture mixte servie aux larves d'Abeilles âgées par les nourrices. Depuis longtemps, on a émis l'hypothèse (RESCH, 1925) que cette nourriture mixte renferme aussi de la gelée royale. J'ai réussi à en fournir la preuve expérimentale. A la fin de la première phase de l'existence des larves (phase de jeunesse), j'ai commencé à les alimenter avec du pollen, du miel et de l'eau distillée mélangés dans les proportions suivantes : 3/20/65. Les larves se développèrent normalement et atteignirent un poids de 214 mg (le poids normal est d'environ 158 mg), mais elles mouraient toutes avant la défécation (VON RHEIN, 1933). En 1953 et 1954, je trouvais la solution du problème en ajoutant dans plusieurs groupes expérimentés, au mélange sus-mentionné, 100 ou 200 mg de gelée de jeunes larves d'ouvrières, de gelée de jeunes larves de reines, de gelée de vieilles larves de reines ; en même temps, l'apport d'eau correspondant à la quantité de gelée utilisée était réduit respectivement à 670 et 570 mg. Le résultat était le suivant :

Tableau (texte allemand).

On peut conclure de ce tableau que la gelée des vieilles larves de reines est la plus propre à servir de nourriture complémentaire ; la gelée des jeunes larves d'ouvrières y est totalement impropre. Les nymphes obtenues à la suite de l'expérience étaient, du point de vue morphologique et anatomique, des nymphes normales d'ouvrières, excepté une particulièrement lourde (238 mg), qui présentait des ovaires hypertrophiés (74 ovarioles en moyenne).

LITERATURVERZEICHNIS.

1953. BUCHNER (R.). — Beeinflussung der Größe der Arbeitsbiene durch Raum- und Nahrungsmangel während der Larvenzeit (*Roux' Archiv für Entwicklungsmech.*, **146**, 544-579).
1943. HAYDAK (M. K.). — Larval food and development of castes in the honeybee (*J. Econom. Entomol.*, **36**, 778-792). — 1949. The queen honeybee (*State Apiarist Report*).
1950. HAYDAK (M. K.), VIVINO (A. E.). — The changes in the thiamine, riboflavin, niacin and pantothenic acid content in the food of the female honeybees during growth with a note on the vitamin K activity of royal jelly and beebread (*Annals of the Entomol. Society of America*, **43**, 361-367).
1927. HIMMER (A.). — Brüten eines pollenlosen Volkes (*Erlanger Jahrb. für Bienenkunde*, **5**).

1953. LINDAUER (M.). — Arbeitsteilung im Bienenvolk (*Zeitschr. vergl. Physiol.*, **34**, 299).
1952. LUKOSCHUS (F.). — Über die Prothoraxdrüse der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Naturwissenschaften*, **39**, 116).
1954. MAURIZIO (A.). — Pollenernährung und Lebensvorgänge bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Landwirtschaftl. Jahrb. der Schweiz*, **68**, 115-182).
1950. PIEPHO (H.). — Über die Hemmung der Falterhäutung durch Corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. (*Biol. Zentralbl.*, **69**, 261-271).
1888. PLANTA (A. v.). — Über den Futtersaft der Bienen! (*Zeitschr. Physiol. Chemie*, **12**, 327-354).
1933. RHEIN (W. v.). — Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate (*Roux' Archiv für Entwicklungsmech.*, **129**, 601-665). — 1951. Über die Entstehung des weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate und ihre Beziehung zum Metamorphoseproblem (*Verhandl. der Deutsch. Zool. Gesellschaft.*, 99-101).
1925. RÖSCH (G. A.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaate, 1. Teil (*Zeitschr. vergl. Physiol.*, **2**, 571-631).
1953. SAKAGAMI (S. F.). — Untersuchungen über die Arbeitsteilung in einem Zwergvolk der Honigbiene (*Japan. Journ. of. Zool.*, **11**, 117-185).
1954. SCHWARZ (I.), KOCH (A.). — Vergleichende Analyse der wichtigsten Wachstumsvitamine des Blütenpollens nebst einer Bemerkung über die Verteilung der Vitamine in Buchensämlingen (*Wissenschaftl. Zeitschr. der Univers. Halle, Math.-Nat.*, **4**, 7-20).
1949. ZANDER (E.). — *Die Zucht der Biene*, Stuttgart, 1949.
1916. ZANDER, LÖSCHEL, MEIER. — Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (*Erlanger Jahrb. für Bienenkunde*, **3**).

*La suite des Communications faites au Congrès de Wurzburg sera
publiée dans le n° 2 des Insectes Sociaux.*

NOTE POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées (*), illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e (France).

(*) 28 lignes de 67 caractères par page.

~~FILED IN STAGES~~

~~JUN 8 1956~~

~~FILED IN STAGES~~

